А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ L

9

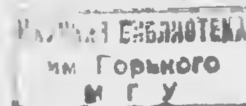
СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1965 ЛЕНИНГРАД

Адрес Редакции: Лени
Всесоюзное ботаническое общест



УДК (208) 58 (47) : 93/99

Е. М. Лавренко и А. А. Юнатов

ПЯТЬДЕСЯТ ЛЕТ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

(Получено 5 VII 1965)

Полвека тому назад, незадолго до Великой Октябрьской социалистической революции, по инициативе виднейших ботаников нашей Родины возникло Русское, впоследствии Всесоюзное ботаническое общество. Список его учредителей украшают имена И. П. Бородина, В. Л. Комарова, С. Г. Навашина, Д. Н. Прянишникова, В. Н. Сукачева и многих других выдающихся ученых. К. А. Тимирязев весьма одобрительно относился к созданию Общества и был избран одним из первых почетных членов.

Одновременно со своим юбилеем Общество отмечает и завершение в этом году выпуска 50 томов своего периодического органа — «Ботанического журнала», широко отражающего становление и развитие ботанической науки почти за 50 лет существования Советского государства.

Настоящая статья является кратким обзором деятельности Всесоюзного ботанического общества (ВБО) за прошедшие пятьдесят лет.[1]

1. Учреждение Общества

В конце апреля 1915 г. Киевское общество естествоиспытателей в особом письме за подписью председателя этого общества, выдающегося русского ботаника С. Г. Навашина, и двух членов того же общества, известных русских ботаников Е. Ф. Вотчала и А. В. Фомина, обратилось к двум старейшим ботаникам Петрограда, членам Академии наук А. С. Фаминцыну и И. П. Бородину, с просьбой возбудить ходатайство о созыве при Академии наук съезда представителей русских ботанических учреждений с целью организации Русского ботанического общества и специального ботанического журнала при нем.

В этом письме киевских ботаников сообщалось, что «. . . в ботанических кругах Киевского общества естествоиспытателей возникла мысль о необходимости объединения русских ботаников путем создания специального научного журнала и основания Русского ботанического общества как учреждения, которое наиболее удобно могло бы реализовать это издание».

Письмо киевских ботаников было циркулярно разослано всем русским ботаникам того времени с просьбой поддержать это предложение и сообщить о своей поддержке непосредственно директору Ботанического музея Академии наук в Петрограде. В результате 89 русских ботаников, работавших в разных городах России, поддержали инициативу киевских ботаников.

---

[1] Разделы, касающиеся деятельности секций и комиссий, а также отделений ВБО, составлены А. А. Юнатовым; раздел, посвященный основным этапам истории Общества, — Е. М. Лавренко и А. А. Юнатовым; остальные разделы написаны Е. М. Лавренко.

Общее собрание Академии наук еще в мае 1915 г. дало согласие на этот съезд представителей русских ботанических учреждений. Осенью 1915 г. Отделение ботаники Петроградского общества естествоиспытателей избрало комиссию из 8 ботаников для разработки устава Русского ботанического общества; в состав этой комиссии вошли И. П. Бородин, Н. А. Буш, Л. А. Иванов, В. Л. Комаров, С. П. Костычев, Г. А. Надсон, А. А. Рихтер и В. Н. Сукачев. Эта же комиссия (но без В. Н. Сукачева) выработала программу и «правила» журнала.

20 и 21 декабря 1915 г. состоялся съезд представителей русских ботанических учреждений, созванный при Академии наук. В съезде должно было участвовать 37 человек, в том числе все выдающиеся русские ботаники того времени. Однако на этом съезде непосредственное участие приняли только 29 человек, так как некоторые представители ботанических учреждений не смогли приехать. Съезд утвердил устав Общества, которое названо было «Русским ботаническим обществом», и положение о журнале. Кроме того, на съезде было избрано временное бюро (с местопребыванием в Петрограде) из 5 лиц для дальнейшей организации дел Общества до первого чрезвычайного собрания, которое должно было состояться в Москве. В состав этого бюро вошли И. П. Бородин (председатель), Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев и В. Н. Сукачев.

Устав Общества был утвержден 3 марта 1916 г. В том же году 14 мая состоялось заседание членов-учредителей Общества, на котором было избрано 103 члена Общества, в большинстве случаев крупных ботаников, хотя в то время многие из них еще были молоды. Общее число членов Общества, считая 30 членов-учредителей, достигло 133 человек. В сентябре и ноябре 1916 г. состоялось еще 3 очередных собрания Общества. На этих собраниях решались организационные вопросы, докладывались рефераты работ, которые затем публиковались в журнале Общества, и избирались новые члены.

В Москве 16—19 декабря 1916 г. состоялось Годичное собрание Общества, носившее характер сессии. Это собрание выполнило очень важную работу, определившую в значительной мере деятельность Общества в течение ряда последующих лет. Состоялось 8 заседаний, из которых одно было чрезвычайное; на последнем был избран первый совет Общества, сменивший временное бюро. В состав руководящей организации Общества вошли: почетный президент А. С. Фаминцын, президент И. П. Бородин, товарищи президента С. Г. Навашин и В. И. Палладин, члены совета В. Л. Комаров, С. П. Костычев и В. А. Траншель, главный секретарь Н. А. Буш, казначей В. Н. Сукачев; все эти ботаники жили и работали в Петрограде. Кроме того, были выбраны члены Совета и секретари от «центров» (городов), насчитывавших не менее 5 членов Общества. Были избраны (первая фамилия — член Совета, вторая — секретарь): от Москвы — М. И. Голенкин и Л. И. Курсанов; от Киева — Е. Ф. Вотчал и Н. Г. Холодный; от Харькова — В. М. Арнольди и М. А. Алексенко; от Тифлиса — Я. С. Медведев и Ю. Н. Воронов; от Новочеркасска — В. М. Арциховский и Г. Г. Боссе; от Одессы — Б. Б. Гриневецкий и Г. А. Боровиков; от Томска — В. В. Сапожников и Н. Н. Лавров. В первую ревизионную комиссию были избраны Л. А. Иванов, Г. А. Надсон и В. К. Варлих. Была избрана также редколлегия журнала — И. П. Бородин, Н. А. Буш, В. Л. Комаров, С. П. Костычев, В. И. Палладин, В. Н. Сукачев и В. А. Траншель. Состоялось избрание первых 7 почетных членов Общества — И. П. Бородина, Я. С. Медведева, С. Г. Навашина, Л. В. Рейнгарда, К. А. Тимирязева, А. С. Фаминцына и Е. П. Шереметевой.

На этом же Годичном собрании в Москве был зачитан отчет о деятельности временного бюро и заслушано 17 научных докладов, а также организованы 2 постоянные комиссии Общества (и установлены их «правила») — «Флористическая комиссия» и «Комиссия по стационарному изучению растительности России». Были определены следующие задачи первой комиссии: а) собирание и опубликование всех данных по флоре России; б) разработка общего плана изучения флоры и растительности России; в) рассмотрение представляемых советом Общества проектов флористических и ботанико-географических исследований разных частей России. Задачами Стационарной комиссии являлось: а) составление общего плана стационарного исследования растительности России; б) организация ботанических станций и заповедников при них; в) составление и разработка программ и методики работ станций. Обращает на себя внимание в перечне задач этих 2 комиссий прогрессивное стремление внести плановость в работу и известное единство в программах и методике исследований. Эти весьма положительные тенденции в деятельности Общества сохранились до настоящего времени. Председателем Флористической комиссии был избран Н. А. Буш, а Комиссии по стационарному изучению растительности России — В. Н. Сукачев.

Таково содержание работ Годичного собрания Общества в декабре 1916 г. в Москве, окончательно завершившего организационный период в его жизни.

2. Основные этапы истории Общества

Можно наметить следующие основные этапы в истории Общества: 1) первый, организационный период (1915—1916), о котором подробно сказано выше; 2) второй период с 1917 по 1932 г., когда Общество существовало при Академии наук СССР; 3) третий период с 1932 по 1945 г., в течение которого Общество находилось в ведении Народного комиссариата просвещения РСФСР и носило название «Государственного Всероссийского ботанического общества»; 4) четвертый период с 1945 г. по настоящее время, когда Общество было снова возвращено в систему Академии наук СССР и получило наименование «Всесоюзного ботанического общества».

Второй период в истории Общества связан с первыми 15 годами существования советского государства. Если в годы гражданской войны деятельность Общества, естественно, сильно сократилась, что объясняется нарушением связи между отдельными научными центрами в стране и различными трудностями в проведении научных исследований, то после окончания гражданской войны Общество в 20-х годах работало весьма успешно. Было проведено 3 всесоюзных съезда ботаников — в 1921, 1926 и 1928 гг.; эти съезды, как будет показано далее, сыграли очень большую роль в объединении советских ботаников и развитии ботанической науки в нашей стране.

В течение этого периода Общество более или менее часто проводило общие собрания, на которых обсуждались доклады ленинградских и иногородних ботаников, приезжавших в Ленинград; с 1925 г. регулярно выходил журнал Русского ботанического общества (в 1918—1924 гг. он выходил как ежегодник), более или менее регулярно работали Флористическая комиссия (председатель Н. А. Буш) и Комиссия по стационарному изучению растительности, которая с 1922 г. называлась Комиссией по изучению растительности России, а позже Фитосоциологической комиссией (председатель В. Н. Сукачев). Обе комиссии нередко проводили совместные заседания. В 1920 г. по инициативе А. А. Ячевского и В. А. Траншеля возникла Микологическая секция Общества.

В это же время функционировало несколько отделений Общества — Московское, Томское, Кавказское (в Тифлисе), Саратовское, Туркестанское (в Ташкенте) и некоторые другие (Сочава, 1947).

В течение этого периода президентом Общества состоял И. П. Бородин, несколько раз переизбиравшийся, а после его смерти (в 1930 г.) — акад. В. Л. Комаров; главным ученым секретарем до 1934 г. оставался Н. А. Буш.

Третий период в жизни Общества начинается с 30-х годов, когда из-за прошедшей непродуманной реорганизации Общество было выведено из состава Академии наук СССР, лишилось своего помещения в Ботаническом музее и временно находилось в здании Географического общества.

«Ботанический журнал» был также отделен от Общества. Такая неопределенность положения, естественно, сказалась на деятельности Общества и в 1932—1933 гг. оно почти не собиралось.

В конце 1933 г., наконец, был утвержден новый устав. В соответствии с ним, Общество теперь состояло при Народном комиссариате просвещения РСФСР и получило новое наименование — «Государственное Всероссийское ботаническое общество». Деятельность Общества распространялась на всю территорию СССР, однако создавать свои отделения оно могло лишь в Российской федерации.

Журнал Общества с 1932 г. также получил новое название «Ботанический журнал СССР» и издавался в системе Наркомпроса; только во второй половине 1938 г., в связи с возвращением всех научных журналов в Академию наук СССР, он перешел в ведение Издательства АН СССР.

В 1934 г. Ботаническое общество возобновило свою деятельность, основываясь уже на положениях нового устава. Осенью этого года на Общем собрании были произведены выборы нового Правления. В его состав вошли: президент В. Л. Комаров, заместитель президента Н. А. Буш, ученый секретарь А. П. Шенников, казначей В. А. Траншель, члены Л. А. Иванов и В. Н. Сукачев. Число зарегистрированных членов Общества на 1 января 1935 г. составляло всего лишь 228 человек. Вплоть до начала Великой Отечественной войны было проведено около 35 общих собраний, активно работали Секция микологии и фитопатологии и Комиссия по стационарным исследованиям. С целью расширения пропаганды ботанических знаний среди трудящихся была организована специальная Культурно-просветительная секция под председательством А. Н. Данилова.

Из отделений перед самой войной были открыты только два — Саратовское и Киевское (Шенников, 1941).

Во время Великой Отечественной войны и блокады Ленинграда деятельность Общества была прервана. Многие из членов Общества сражались в рядах Советской армии, защищая Родину. Общество лишилось ряда членов, особенно среди ленинградцев, стоически переносивших трудности блокады.

Началом четвертого современного периода жизни Общества следует считать июнь 1945 г., когда в Ленинграде под председательством В. Н. Сукачева после 4-летнего перерыва было проведено собрание членов Общества и было решено возобновить его деятельность.

В июле 1946 г. на чрезвычайном собрании Общества было избрано новое правление во главе с президентом В. Н. Сукачевым, двумя вице-президентами, Н. А. Максимовым и Б. К. Шишкиным, и ученым секретарем В. Б. Сочавой, который в последующие годы провел большую организационную работу в Обществе, способствующую расширению и улучшению деятельности ВБО.

Последующие годы стали свидетелями бурного и активного развития деятельности Общества. Было осуществлено возвращение Общества в систему Академии наук, в связи с чем оно получило свое современное название — «Всесоюзное ботаническое общество при Академии наук СССР»: «Ботанический журнал» вновь стал официальным органом ВБО.

В 1950, 1957, 1963 гг. состоялись делегатские съезды ВБО, на которых широко обсуждались различные проблемы развития советской ботаники и вытекающие отсюда задачи ВБО.

На этих же съездах избирались члены правления Общества. Президентом Общества с 1946 по 1963 г. состоял В. Н. Сукачев, с 1963 г. по настоящее время — Е. М. Лавренко. Вице-президентами были: с 1946 г. — Н. А. Максимов (умер в 1952 г.) и Б. К. Шишкин; с 1957 по 1963 г. — А. Л. Курсанов и Б. К. Шишкин (умер в 1963 г.), с 1963 г. по настоящее время — в Ленинграде — Б. А. Тихомиров и А. И. Толмачев и в Москве — А. Л. Курсанов и А. А. Ничипорович. Учеными секретарями являлись: с 1950 по 1957 г. — В. Б. Сочава и Б. А. Тихомиров, с 1957 по 1959 г. — В. И. Полянский, а после смерти последнего в 1959 г. на этот пост был кооптирован О. В. Заленский, с 1963 г. по настоящее время — А. А. Юнатов.

Значительно расширилась сфера деятельности Общества, его членами стало большинство ботаников Советского Союза, почти во всех научных центрах страны возникли отделения ВБО.

В центральной организации Общества (в Ленинграде) активизировали свою деятельность многочисленные секции и комиссии, они стали разрабатывать и ставить на широкое обсуждение путем организации симпозиумов и совещаний актуальные вопросы по основным направлениям ботаники.

Расширил свою деятельность и «Ботанический журнал». В 50-е годы он провел весьма ответственные дискуссии, касающиеся важнейших теоретических проблем ботаники и биологии в целом: проблемы вида и видообразования, внутривидовых и межвидовых взаимоотношений, занял твердую позицию в борьбе против догматизма и администрирования в биологии. Общество усилило свою издательскую деятельность, оно начало издавать непериодическую серию «Проблемы ботаники» (опубликовано 7 выпусков), выпустило ряд методических и справочных изданий.

Наконец, ВБО расширило свои международные связи и представляло советскую ботанику на прошедших за эти годы четырех международных ботанических конгрессах.

3. О деятельности секций и комиссий Общества

Объединение русских ботаников в едином Ботаническом обществе уже с самых первых шагов его деятельности отнюдь не предполагало сковывания инициативы его членов в создании специальных комиссий или секций, сообразно их более узким научным интересам. Вот почему, уже в первом проекте устава, обсуждавшемся на учредительном съезде представителей русских ботанических учреждений в декабре 1915 г., предусматривалось право Общества создавать постоянные и временные комиссии. В частности, этим же съездом была подчеркнута желательность образования постоянной комиссии по изучению флоры и растительности России.

На первом Годичном (чрезвычайном) собрании Русского ботанического общества в декабре 1916 г. в Москве, как уже указано выше, по предложению В. Н. Сукачева было решено организовать постоянную «Комиссию по стационарному изучению растительности России». Тогда же состоялось и первое заседание этой комиссии. Председателем стационарной комиссии был избран В. Н. Сукачев, товарищами председателя Б. А. Келлер и С. П. Костычев, секретарем А. П. Шенников. Одновременно была создана и постоянная «Флористическая комиссия» под председательством Н. А. Буша; товарищами председателя стали Р. Э. Регель и Д. П. Сырейщиков и секретарем С. С. Ганешин. По представлению кавказских ботаников (А. А. Гроссгейма, Д. И. Сосновского, Б. К. Шишкина и др.) было также принято решение учредить постоянную «Кавказскую флористическую комиссию» с местопребыванием в Тифлисе.

Собрание высказалось за необходимость образования специальной комиссии для собирания материалов по истории ботаники в России, однако оформлена она была только решением чрезвычайного собрания Общества в 1921 г. Тогда же была утверждена и основанная в 1920 г. по инициативе А. А. Ячевского и В. А. Траншеля «Секция микологии и фитопатологии», секретарем секции был избран Н. А. Наумов.

По мере все более проявляющейся дифференциации нашей науки и расширения деятельности Русского (позже Всесоюзного) ботанического общества становилось все более очевидным, что характер работы центральной организации Общества в Ленинграде должен быть существенно изменен.

Первоначально считалось, что главная задача Общества должна заключаться в том, чтобы привлекать ботаников разных специальностей к совместному обсуждению научных докладов. Однако обычные собрания Общества с сообщениями на разные, зачастую не связанные между собой темы не могли полностью удовлетворять научные интересы всех его членов.

Стало ясно, что на общие собрания следует выносить только доклады проблемного и дискуссионного характера, освещающие широкие вопросы ботаники, ее итоги и перспективы, заслушивать доклады о зарубежных поездках, отмечать юбилеи и памятные даты и т. п. При таком подходе регулярно, но не часто созываемые общие собрания лучше всего выполняют свою роль необходимой формы научного общения ботаников разных специальностей и привлечения к науке интересующейся ботаникой молодежи.

Все же центр тяжести работы Общества должен быть перенесен в его секции и комиссии. Именно здесь, в рабочих коллегиях, составленных из высококвалифицированных специалистов одного профиля, можно с должной полнотой обсуждать и разрабатывать актуальные проблемы ботаники, заслушивать и апробировать научные доклады ботаников, работающих на периферии, консультировать и координировать перспективные направления исследований. Анализ деятельности структурных подразделений Общества показывает их закономерное увеличение со времени его возникновения до настоящего времени и рост числа участников. Это очень убедительно видно хотя бы из того, что среди имеющихся сейчас в центральной организации Общества в Ленинграде 20 секций и комиссий в 50-е годы было организовано 10 и в 60-е — 7.

Существенным дополнением к такой организации работы Общества являются также все более часто созываемые им в последние годы общесоюзные или региональные симпозиумы и совещания по определенным проблемам. Активное участие в организации и проведении таких симпозиумов принимают обычно несколько секций и комиссий.

Перейдем теперь к краткому историческому обзору их деятельности.

Одной из наиболее широких по своему профилю является С е к ц и я ф л о р ы и р а с т и т е л ь н о с т и, ведущая свое начало от ранее упомянутой постоянной Флористической комиссии, возникшей еще в 1916 г.,[1] и от недолго существовавшей в 20-х годах Комиссии по изучению растительности России.

Ф л о р и с т и ч е с к а я к о м и с с и я уделяла много внимания разработке терминологических и методических вопросов. Ею были, в частности, заслушаны доклады В. Н. Сукачева «О терминологии в учении о растительных сообществах», «О терминологии в вопросе о смене растительных сообществ», Н. А. Буша «Главнейшие термины флористической фитогеографии», А. П. Шенникова «Проект методики записей при исследовании растительных сообществ». Перечни и обоснования предлагаемых терминов были опубликованы (Протоколы заседаний постоянной Флористической комиссии, 1917).

Далее Флористическая комиссия, в 20-е годы часто заседавшая вместе со Стационарной комиссией, составила проекты ботанического исследования севера России и детального изучения Петроградской губернии. Представленные от Ботанического общества эти проекты были поддержаны Народным комиссариатом просвещения. На полученную субсидию были организованы работы А. П. Шенникова по лугам Вологодской и Симбирской губерний и Р. Э. Регеля и С. С. Ганешина по флоре северо-запада России. В последующие годы, по 1928 г. включительно, благодаря моральной поддержке и субсидиям Общества, силами его членов было произведено экспедиционное изучение флоры и растительности ряда районов северо-запада и северо-востока европейской части СССР, Урала, Сибири, Украины и Прикаспия.

С деятельностью постоянных комиссий по изучению флоры и растительности России в 20-е годы также связаны такие мероприятия, как разработка плана переиздания «Программ для ботанико-географических исследований», опубликованных до революции Ботанико-географической подкомиссией Почвенной комиссии Вольного экономического общества, обсуждение принципов геоботанического картирования и районирования и результатов

[1] См. выше раздел об учреждении Общества.

работ Н. И. Кузнецова с сотрудниками по составлению геоботанической карты европейской части СССР.

Много внимания было уделено также задачам расширения и углубления геоботанических исследований в связи с возникшими потребностями страны в области агрономии, оценки земель, лесоустроительных и мелиоративных работ, освоения естественной кормовой площади и т. п. Для этой цели при Русском ботаническом обществе было создано в 1922 г. особое Геоботаническое бюро, имевшее своей задачей объединение и координацию проводившихся в стране исследований растительности и методическое руководство ими. Это бюро совместно с Геоботанической секцией Московского отделения РБО провело большую работу по созыву геоботанического совещания в Ленинграде в 1924 г.

В 30-х годах Флористическая комиссия работала нерегулярно и значительно слабее, чем в предшествующее десятилетие, а после Великой Отечественной войны прекратила вообще свое существование. В своем нынешнем виде Секция флоры и растительности возобновила свою деятельность в 1952 г. под председательством А. И. Толмачева. С 1964 г. председателем этой секции является И. Т. Васильченко. Признано желательным сохранить довольно широкий ее профиль, чтобы обеспечить возможность более полного общения флористов, ботаников-географов, геоботаников; в связи с этим тематика ставящихся на заседаниях секции докладов довольно разнообразна. Преобладают доклады о результатах проведенных исследований в разных районах страны, либо о зарубежных поездках и экспедициях. Секция часто привлекает в качестве докладчиков членов Общества, работающих на периферии и желающих выступить в ВБО с изложением результатов своих работ. Ряд сообщений касается теоретических вопросов флористики, ботанической географии и геоботаники, либо постановки очередных задач в этих разделах ботаники.

В связи с основным направлением работы секции следует упомянуть проведение по линии ВБО или Ботаническим обществом совместно с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) ряда совещаний, например по вопросам полезащитного лесоразведения (1951 г.),[1] по изучению, использованию и охране растительного покрова Крайнего Севера (1960 г.) и т. п.

Учитывая широту и разнообразие проблем, связанных с изучением флоры и растительности, представилось целесообразным подкрепить в общем себя оправдавшую деятельность секции организацией некоторых более узко специализированных объединений. Таким образом, возникла в 1961 г. С е к ц и я л е с о в е д е н и я и д е н д р о л о г и и (при деятельном участии А. А. Корчагина — ныне председателя этой секции — и С. Я. Соколова; секретарь секции Ю. Н. Нешатаев), активно обсуждающая вопросы, связанные с изучением лесных биогеоценозов и лесообразующих древесных пород. Эта секция включает не только ботаников, но также ученых, специализирующихся в области лесоводства и лесоразведения, и практических работников лесного хозяйства. Секция организовала широкую информацию о деятельности организаций, занимающихся изучением леса (Ленинградский научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Лаборатория лесоведения АН СССР, Всесоюзный трест «Лесопроект», Лесотехническая академия и др.). Заслушан ряд докладов по лесной типологии, о состоянии отечественных лесов и мерах по их сохранению и улучшению, об итогах работ по изучению дендрофлоры СССР, по биологии и экологии древесных пород.

Секция совместно с Лесотехнической академией организовала ежегодные заседания по вопросам экологии и физиологии древесных пород, посвященные памяти члена-учредителя и почетного члена ВБО Л. А. Иванова.[2] В результате этой работы уже издано 2 проблемных сборника (в 1963 и в 1964 г.).

[1] Об этом совещании подробные сведения смотрите далее.
[2] Было проведено 3 таких заседания.

Секция лесоведения намечает организовать большое совещание, посвященное современным проблемам лесной типологии.

Несколько позже, в 1963 г., начала регулярную работу Секция болотоведения (председатель А. А. Ниценко, секретарь М. С. Боч), объединившая исследователей болот, работающих в научных проектно-изыскательских, либо в производственных организациях.

На секции систематически делаются доклады по обширному кругу вопросов, связанных с изучением и использованием болот. Недавно Секция болотоведения ВБО взяла на себя инициативу в организации широкого совещания, состоявшегося в декабре 1964 г. и принявшего всесоюзный характер. Совещание было посвящено вопросам внедрения новых методов и приборов при изучении болот, типологии болот и совершенствованию проектно-изыскательских работ, связанных с эксплуатацией болотных массивов. Такое, получившее общее одобрение, мероприятие несомненно способствовало консолидации болотоведов и укрепило их связи с практикой (М. Нейштадт, Н. Хотинский, 1965).

Несколько иную форму своей работы определила Комиссия по изучению флоры и растительности высокогорий (председатель А. И. Толмачев, секретарь Л. И. Иванина). Эта комплексная и весьма важная в теоретическом и народнохозяйственном плане группа вопросов разрабатывается главным образом силами ботаников союзных республик. Естественно, что обычная система периодически устраиваемых заседаний при таких обстоятельствах себя не могла оправдать. Поэтому комиссия пошла по пути организации всесоюзных совещаний по этой проблеме на местах, с проведением специализированных ботанических экскурсий в определенные районы.

Первое совещание по вопросам изучения и освоения высокогорий было проведено в 1958 г. в Ленинграде и прошло весьма успешно. Второе совещание было организовано совместно с грузинскими ботаниками в 1961 г. в Тбилиси, оно сопровождалось посещением высокогорных районов Кавказа и осмотром исследовательских баз, ведущих работы по этим вопросам.

Наконец, третье всесоюзное совещание поставило перед собой задачу изучения опыта освоения природного растительного покрова высокогорий под продуктивное животноводство и возобновления леса на его верхней границе в горах. Это совещание проведено совместно с Академией наук Киргизской ССР и Киргизским отделением ВБО в г. Фрунзе летом нынешнего 1965 г. Совещание сопровождалось большой экскурсией по внутренним районам Тянь-Шаня с осмотром горных ботанических стационаров. Летом 1964 г. Комиссия по высокогорьям совместно с львовскими и ужгородскими ботаниками провела специализированную экскурсию по Карпатам.

Комплексный характер проблемы изучения растительного покрова высокогорий требует привлечения и контактов специалистов разного профиля, начиная от флористов и геоботаников до практиков — специалистов по кормопроизводству, агрономов, а также физиологов и биохимиков растений. Добровольное, административно не навязываемое координирование высокогорных ботанических исследований является определенной заслугой этой комиссии. Работы комиссии систематически публикуются в выпусках серии «Проблемы ботаники», издаваемой ВБО (V, 1960; VII, 1965).

Одновременно с Флористической комиссией возникла также постоянная Комиссия по стационарному изучению растительности. Долгое время ее председателем был инициатор создания комиссии В. Н. Сукачев, а затем, с 1935 г. ее деятельность направлял А. П. Шенников, вплоть до своей смерти в 1961 г. Сейчас председателем комиссии является В. Г. Карпов, секретарем В. М. Свешникова.

Имея целью всемерно содействовать углубленному, в частности экспериментальному изучению растительного покрова Стационарная комиссия, как она стала называться с 30-х годов, ставила перед собой следующие задачи: координировать и планировать развитие работ по стационарному изучению растительности, содействовать организации ботанических станций и заповедников, разрабатывать и популяризировать методы стационарного и экспериментального изучения растительного покрова. После Октябрьской революции, на начальном этапе работы Общества с 1918 по 1922 г., Стационарная комиссия обсуждала на своих заседаниях программы, планы и методы стационарного исследования растительности. В связи с этим ею были рассмотрены программы и научные результаты работ на Княжедворском стационаре (Новгородская область), организованном В. Н. Сукачевым, и исследований, проводимых А. П. Шенниковым на луговой базе Вологодского молочного института. Комиссия обсуждала вопросы совершенствования стационарных работ, применения математических (биометрических) методов, использования питомников для проведения фенологических наблюдений и т. п.

Затем некоторое время до начала 30-х годов Стационарная комиссия часто проводила свои заседания совместно с Флористической комиссией и в своей работе охватывала вопросы как стационарного, так и экспедиционного изучения растительности России. Наряду с этим значительное внимание уделялось методам и результатам углубленного изучения растительного покрова, обсуждался вопрос о развитии стационарных исследований в заповеднике Аскания-Нова, где В. Н. Сукачев и И. К. Пачоский намеревались создать степной стационар Общества, обсуждались методики фенологических наблюдений, количественного учета растительности и т. п.

Начиная с 1935 г., Комиссия под руководством А. П. Шенникова еще более активизировала свою деятельность, заседания ее велись более регулярно, систематически обсуждались результаты работы ботанических стационаров, был организован критический просмотр научных работ сети государственных заповедников.

В общем Комиссия весьма успешно работала в области объединения всех стационарных и экспериментальных исследований растительности, проводимых различными учреждениями в разных природных районах Советского Союза, и ее роль как координирующего центра оценивается очень высоко. Следует также подчеркнуть, что многие вопросы, обсуждавшиеся Комиссией, имеют важное практическое значение для луговодства, лесного хозяйства, агрономии.

Несколько лет тому назад Стационарная комиссия организовала привлекшие большое внимание симпозиумы по итогам комплексного стационарного изучения широколиственных лесов, проводимого Лабораторией лесоведения АН СССР (А. А. Молчанов с сотрудниками в 1959 г.), и по проблеме искусственных лесных насаждений в степной зоне (работы А. Л. Бельгарда с сотрудниками, Днепропетровский университет в 1961 г.).

Наконец, в 1962 г. и совсем недавно, в апреле 1965 г., Стационарная комиссия совместно с БИНом и многими периферийными научными учреждениями и университетами организовала и провела 2 многолюдных всесоюзных совещания по применению стационарных и экспериментальных методов в геоботанических исследованиях. Совещания прошли успешно и несомненно будут иметь очень большое значение для развития этих важных и перспективных направлений в современной геоботанике.

В связи с необходимостью стимулировать работы по классификации растительности и ускорить разработку единых принципов и методов решения этой сложной проблемы было решено создать в конце 1963 г. специальную Комиссию по классификации растительности (председатель Е. М. Лавренко, заместитель председателя В. Д. Александрова, секретарь З. В. Карамышева). Комиссия заслушала уже ряд докладов, вызвавших весьма оживленное обсуждение и привлекших большое число участников.

Считаясь с необходимостью усиления исследований истории флоры и растительности СССР, ВБО решило создать специальную Комиссию по истории флоры и растительности СССР, приступившую к работе с конца 1964 г. Как известно, существовавшая и активно работавшая до Великой Отечественной войны одноименная комис-

сия при БИНе выпустила 4 тома ценных материалов и сборник карт ареалов растений «Ареал» (1952). Однако в последние годы деятельность этой комиссии почти прекратилась, и сейчас решено оживить ее работу под эгидой Всесоюзного ботанического общества. Председателем ее, как и прежде, является В. Н. Сукачев, его заместители М. М. Ильин и А. И. Толмачев, секретарь Б. А. Юрцев. Комиссия обсудила программы и план своей работы и заслушала доклады Е. М. Лавренко и А. И. Толмачева, касающиеся основных проблем истории флоры и растительности и связанных с этим первоочередных задач в области обобщающих региональных исследований по этой проблеме, монографической обработки некоторых систематических групп и картирования ареалов. Намечается провести несколько симпозиумов, подготовить и сдать в печать V том «Материалов по истории флоры и растительности СССР» (по Сибири) и 2-й выпуск серии «Ареал» (по аридным районам):

Выше кратко охарактеризована деятельность секций и комиссий Общества, имеющих отношение к изучению растительного покрова, т. е. флоры и растительности.

Далее рассмотрим содержание работы нескольких секций и одной комиссии, деятельность которых в основном связана с изучением вопросов морфологии и систематики растений.

С самого начала деятельности Общества мы находим в публикациях на страницах «Ботанического журнала» и в докладах на общих собраниях относительно много работ, посвященных морфологии, анатомии, эмбриологии и цитологии растений, в том числе работ таких крупных ученых, как С. Г. Навашин, К. И. Мейер, П. А. Баранов, В. Г. Александров и др. Однако самостоятельная Секция морфологии и анатомии растений ВБО возникла относительно недавно, в 1955 г., и ей предназначалась важная роль всемерно содействовать исследованиям в этой весьма важной, но недостаточно развивающейся области ботаники.

Секция под руководством В. Г. Александрова, а впоследствии М. С. Яковлева, при ученом секретаре Н. В. Первухиной развертывала свою деятельность главным образом в плане сравнительной и эволюционной морфологии. Это направление приобретает сейчас особенное значение для определения путей управления структурами и функциями растений, а также для познания эволюции растений методами сравнительной морфологии, анатомии и эмбриологии. По этим вопросам на заседаниях секции было заслушано довольно много сообщений. В этом же плане проведены небольшие совещания, посвященные вопросам чередования поколений у растений, проблеме жизненных форм, организована дискуссия о принципах эволюционной классификации плодов. Секция принимала также активное участие, с постановкой докладов по вопросам морфологии, на совещаниях по филогении растений. Секция намечает усилить свое участие в решении ряда комплексных проблем морфогенеза в связи с общими вопросами и экологической морфологии и эволюции растений (во всех ее аспектах).

Большой интерес, проявляющийся в наши дни к углубленному познанию закономерностей наследственности и всестороннему изучению клетки, привел к учреждению в 1965 г. еще одной секции ВБО, а именно Секции генетики и цитологии, которая пока только приступает к работе.

Секция палинологии (председатель Л. А. Куприянова, секретарь Д. Б. Архангельский), образованная в 1953 г., на своих заседаниях рассматривала вопросы изучения морфологии пыльцы и спор современных и ископаемых растений в связи с использованием этих данных в систематике растений и стратиграфии геологических отложений, а также при изучении истории флоры и растительности (по данным спорово-пыльцевого анализа); уделялось внимание также методическим задачам. Секция установила тесные контакты с геологами и зарубежными палинологами. Изданы посвященный палинологии том «Проблем ботаники» (1959 г., т. IV) и справочная «Адресная книга палинологов Советского Союза» (1961 г.).

Выше уже было отмечено, что одной из старейших секций Общества является Микологическая секция, возникшая по инициативе А. А. Ячевского и В. А. Траншеля еще в 1920 г. Деятельное участие в работе секции принимал бывший вначале секретарем, а затем возглавлявший секцию вплоть до своей кончины Н. А. Наумов, активными ее участниками были также Н. И. Вавилов и ныне здравствующий А. С. Бондарцев; сейчас председателем секции является П. Н. Головин, секретарем А. Т. Тропова.

Основная задача секции заключается в обсуждении результатов исследований по теоретической и прикладной микологии, а также фитопатологии, в содействии развитию работ в этих направлениях и пропаганда знаний о болезнях растений и методах борьбы с ними. Микологическая секция ВБО относится к числу наиболее регулярно действующих. За 45 лет она провела 229 заседаний, на которых было обсуждено несколько сот докладов. Секция объединяет многочисленный коллектив микологов и фитопатологов и ведет большую и разнообразную работу.

Доклады, заслушанные на секции, касаются как важнейших вопросов теоретической микологии (филогения и видообразование у грибов, систематика, изменчивость под воздействием различных факторов, закономерности распространения грибов в связи с экологическими факторами, физиология и антибиотические свойств грибов и т. п.), так и фитопатологи и других разделов практической микологии (видовой и расовый состав возбудителей болезней растений, главным образом ржавчинных и головневых грибов, их биология и экология, причины гнили древесины, применение ядохимикатов для борьбы с болезнями растений, грибные поражения человека, книг, вопросы карантина растений и многое другое). Кроме того, на заседаниях рассматривались обзоры микологической литературы, вопросы истории науки, отмечались юбилеи и даты.

Секция организует также летние экскурсии для ознакомления с флорой грибов и сбора материала; она проводила выездные заседания на заводах (где грибы являются компонентами или вредителями производственного процесса) и обсуждала там вопросы производства лимонной кислоты, меры борьбы с грибными поражениями текстильного волокна, тканей и бумаги. Таким образом установлены ценные контакты с предприятиями. Секция ведет большую консультационную работу в связи с разнообразными и подчас неожиданными запросами. Сейчас она организует специальное Бюро определения грибов и грибных заболеваний, действующее на общественных началах.

Секция принимала активное участие в организации прошедших в последние годы всесоюзных совещаний микологов. Она привлекла внимание к наметившемуся отставанию отечественной микологии и к необходимости более широкой подготовки молодых научных кадров.

Значительно позднее организованная (в 1954 г.) Секция альгологии (председатель М. М. Голлербах, секретарь Л. К. Красавина) также успешно решает задачу объединения специалистов-альгологов Ленинграда, Москвы и других научных центров.

Много внимания уделено изучению морских водорослей в связи с их большой ролью в народном хозяйстве, проблеме ископаемых водорослей, главным образом диатомовых, анализу флористического состава, биологии и экологии пресноводных и почвенных водорослей. Секция подготовила к печати ценную «Библиографию альгологических трудов в пределах СССР» охватывающую период с 1946 г. и до наших дней.

К числу относительно молодых относится также Секция палеоботаники, образованная в 1958 г. (председатель А. Л. Тахтаджян, секретарь В. А. Самылина). На заседаниях секции, пока довольно немногочисленных, обсуждались доклады по разнообразным вопросам палеоботаники, сообщались результаты проведенных экспедиций. В контакте с одноименной секцией Всесоюзного палеонтологического общества проведены заседания, посвященные памяти А. Н. Криштофовича. Актив секции участвует в составлении советской библиографии для международного ежегодника по палеоботанике.

Для содействия исследованиям в области эволюции растений и разработки системы растительного мира была создана в 1951 г. по инициативе и под руководством М. М. Ильина Комиссия по филогении растений. Основной формой ее деятельности является созыв совещаний, на которые собираются ученые, занимающиеся различными аспектами этой важной проблемы. Представленные доклады, посвященные построению системы растительных организмов (преимущественно высших, но также и низших) и ряду других вопросов, связанных с филогенией, обсуждаются в дискуссионном порядке.

Всего комиссией было проведено 6 совещаний по филогении растений, результаты их опубликованы в «Ботаническом журнале», в сборнике «Проблемы ботаники» (1958 г., т. III), а также в особой брошюре «Проблемы филогении и филогенеза» (1960 г.).

Большие и важные проблемы физиологии и биохимии растений издавна находились в сфере внимания нашего Общества. Видимо, не менее четверти всех публикаций в «Ботаническом журнале» (особенно в первые годы деятельности Общества) и докладов на общих собраниях ВБО относится к этим важным проблемам. Развитию интереса к проблемам жизнедеятельности растений много способствовали такие активные деятели ВБО как С. П. Костычев, Н. А. Максимов, В. Н. Любименко, Л. А. Иванов, С. Д. Львов и др.

Секция физиологии и биохимии оформилась лишь в 1953 г. по инициативе и под председательством С. Д. Львова (ныне председатель И. Н. Коновалов, секретарь О. А. Семихатова). Некоторая специфическая трудность в работе секции связана с тем, что основные научно-исследовательские институты по физиологии и биохимии растений находятся в Москве. Поэтому секции необходимо было, объединяя работу ленинградских физиологов растений, установить прочные контакты с московскими физиологами и широко привлекать к участию в своей работе физиологов и биохимиков с периферии.

Помимо систематических заседаний, с докладами по актуальным вопросам изучения фотосинтеза, дыхания, водного режима и минерального питания растений, а также по проблеме физиологических процессов в связи с онтогенезом, секция организовала несколько симпозиумов и рабочих совещаний по наиболее важным разделам физиологии и биохимии растений. Так были проведены коллоквиум по вопросу о связи фотосинтеза с дыханием (1957 г.) и коллоквиум по механизму действия и физиологического значения ростовых веществ. Докладчиками по этой проблеме выступали молодые специалисты; материалы последнего коллоквиума опубликованы в специальном сборнике «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений» (1959 г.). В 1963 г. был проведен специальный симпозиум по изучению поглощения солнечной энергии растениями. Значительной заслугой секции является то, что, помимо обсуждения ряда теоретических проблем, она уделяла много внимания методическим вопросам и применению новейших методов исследования в физиологии растений. Содействуя широкому освоению метода количественной бумажной хроматографии физиологическими лабораториями, секция провела в 1962 г. специальное совещание по этому вопросу. Секция подготовила и издала через посредство ВБО небольшие руководства по новейшим методам исследования в области физиологии растений.

Интерес к разработке важных вопросов, связанных с изучением культурных растений, возник в Обществе уже на ранних этапах его деятельности под несомненным влиянием таких видных исследователей, как Р. Э. Регель, Н. И. Вавилов, В. Л. Комаров. Однако только после Великой Отечественной войны определилась возможность создания специальной Секции культурных растений. Она была образована еще в 1947 г. при участии Е. Н. Синской, но систематически стала работать под руководством П. М. Жуковского с 1953 г. Секретарем секции является Н. Р. Иванов.

Основными вопросами, освещавшимися в докладах на заседаниях секции, были: проблема происхождения культурных растений, их систематика, эволюция различных культур, широкое использование ботанических закономерностей для целей селекции растений, состояние растениеводства и деятельность соответствующих научных учреждений за рубежом.

Секция подготовила серию докладов для прошедшего с большим успехом общего собрания ВБО совместно с Географическим обществом в 1962 г., посвященного 75-летию со дня рождения Н. И. Вавилова, а также опубликовала сборник своих трудов в «Проблемах ботаники» (1955 г., т. II).

Кроме того, выявилась целесообразность вычленения ряда вопросов для обсуждения их в особой Подсекции декоративных растений, учрежденной в 1955 г. (председатель С. Г. Сааков, секретарь О. М. Полетико). Эта подсекция объединяет научных работников и специалистов-производственников в области зеленого строительства. Обсуждает доклады, посвященные сортовому разнообразию декоративных растений, истории их культуры, вопросам агротехники и ассортимента, а также критическому разбору выходящей литературы. Большое внимание секция уделяет консультации цветоводов-любителей и чтению популярных лекций.

Работа Секции культурных растений выявила также необходимость специального обсуждения номенклатуры культурных растений, публикации переводов соответствующего международного кодекса и выработки предложений по его усовершенствованию. В связи с этим следует сказать, что еще на ранних этапах жизни Общества не раз возникали предложения о более широком рассмотрении вопросов номенклатуры, ботанической терминологии, об унификации русских названий растений.

Однако только в последнее время признано желательным расширить эту работу, создав специальную Комиссию по ботанической терминологии и номенклатуре. Видимо, в поле ее деятельности будет разработка более общих вопросов; с другой стороны, каждая секция и комиссия Общества должна уделять ботанической терминологии в пределах своей специальности определенное внимание.

Наконец, следует кратко остановиться на деятельности комиссий Общества, связанных с апробацией ботанических учебников и учебных руководств, а также с улучшением преподавания ботаники в средней школе.

Впервые еще в 1939 г. на одном из общих собраний ВБО обсуждался вопрос о желательном профиле руководства по географии растений для вузов в связи с критическим разбором вышедшего тогда учебника В. В. Алехина. Было признано необходимым особо сформулировать целевые установки, которые должны быть приняты во внимание при составлении учебника подобного типа; критические замечания и заключение Общества по учебнику Алехина были сообщены автору и издательству. Уже после Великой Отечественной войны в специально созданной в 1951 г. Комиссии по просмотру учебников и учебных руководств по ботанике (председатель Б. А. Тихомиров, секретарь А. А. Ниценко) эта работа начала проводиться более систематически. На многолюдных заседаниях очень оживленно обсуждался ряд общих вузовских руководств, часто с приглашением их авторов. Информация о заседаниях вместе с подробным рассмотрением учебников регулярно публиковалась на страницах «Ботанического журнала», так что критические замечания могли быть приняты во внимание при переизданиях книг. В 1955—1956 гг. были критически рассмотрены с участием учителей-биологов учебники по дарвинизму и ботанике для средней школы; возникшие в связи с этим предложения докладывались на II Делегатском съезде ВБО в 1957 г. и были переданы в руководящие инстанции (Министерство просвещения РСФСР и др.).

К работе этой комиссии привлекались и другие секции Общества; так, в частности, совместно с Секцией физиологии и биохимии было проведено

обсуждение курсов физиологии растений. Одно из заседаний этой комиссии было посвящено анализу соответствующих разделов «Реферативного журнала», в связи с чем сформулирован ряд предложений по улучшению этого важного издания.

После 1957 г. в работе комиссии наметился некоторый спад. Ввиду этого, Президиум ВБО в 1963 г. решил активизировать ее деятельность под руководством Х. Х. Трасса. Ныне Комиссия провела уже 2 заседания, на которых рассмотрена серия американских учебных руководств по экологии растений, а также учебники по геоботанике и биогеографии А. П. Шенникова и А. Г. Воронова.

При обсуждении учебников для средней школы выявился определенный интерес среди членов Общества к вопросам преподавания ботаники и биологии в средней школе. Здесь особенно сказалось трудное время господства догматизма в биологической науке, начиная с 1948 г. Созданной в 1957 г. Научно-педагогической секции ВБО (председатель Ф. Х. Бахтеев, секретарь А. П. Белавская), которая привлекла к своей работе крупных ботаников-методистов и учителей средней школы, пришлось решительно бороться с вульгаризацией основ биологии и ботаники в школьных программах и учебниках и с односторонним освещением в школе ряда вопросов биологии (наследственность, изменчивость, эволюция и др.) на основе догматических представлений. Был подготовлен специальный доклад «О состоянии преподавания ботаники в средней школе», широко обсужденный II Делегатским съездом ВБО. Решения съезда по этому вопросу не раз доводились до сведения Министерства просвещения и других руководящих инстанций. Был произведен критический разбор учебников ботаники Б. В. Всесвятского и В. А. Тетюрева, учебника «Основы дарвинизма» Е. А. Веселова и др.

Помимо этого, Научно-педагогическая секция не раз обсуждала методические вопросы, связанные с преподаванием ботаники и биологии, издала методический сборник «Ботаника и школа» (1961), вела консультационную работу с учителями.

В последнее время, когда обстановка в биологической науке оздоровилась и позиции, занятые ВБО в вопросе о преподавании биологии и ботаники в средней школе, подтверждены жизнью, Научно-педагогическая секция ведет весьма ответственную работу по подготовке новых учебных программ по ботанике и биологии для средней школы.

Выполняя поручение Предметной комиссии Министерства просвещения РСФСР и Академии педагогических наук РСФСР, ВБО и его Научно-педагогическая секция подготовили и организовали широкое обсуждение в текущем году проекта новой программы по ботанике.

Обозревая деятельность многочисленных секций и комиссий Общества, убеждаешься в том, с каким большим размахом и как разнообразно она проводится. Начатая на первых этапах жизни Общества лишь по отдельным направлениям, эта деятельность охватывает сейчас все основные разделы ботаники. Работы секций и комиссий по определению основных линий развития науки и весьма действенной координации исследований имеют первостепенное значение. Широкое обсуждение научных докладов, систематическое проведение симпозиумов и совещаний по актуальным вопросам науки (ее «точки роста»), большая научно-организационная и общественная работа секций и комиссий ВБО делают жизнь Общества полнокровной и эффективной, что в свою очередь весьма содействует дальнейшему развитию ботаники.

4. Отделения Всесоюзного Ботанического Общества

К 50-летию своего существования ВБО окончательно превратилось в крупное добровольное объединение исследователей в области ботаники. Оно охватывает теперь значительное большинство советских ботаников и имеет свои отделения в основных научных и университетских центрах страны.

Достаточно отметить, что, помимо центральной организации ВБО в Ленинграде, сейчас работают 43 отделения Общества, в том числе и во всех без исключения союзных республиках. Некоторые из наиболее крупных республиканских отделений, например Украинское, Белорусское, Грузинское и Литовское, имеют статус республиканского ботанического общества, входящего в ВБО на правах его отделения. Они также образуют свои отделения и группы ботаников. Следует добавить, что из почти 4200 действительных членов ВБО в Ленинграде и Москве находятся лишь около 900, а в союзных республиках (кроме РСФСР) насчитывается более 2100 членов ВБО. Для сравнения укажем, что Общество накануне Великой Октябрьской социалистической революции в 1917 г. насчитывало несколько более 300 человек.

Все эти данные свидетельствуют, во-первых, об огромном прогрессе ботанической науки за годы советской власти, и, во-вторых, о значительной инициативе и энергии руководящих деятелей Общества по сплочению и организации ботаников нашей страны.

Обращаясь к истории развития отделений ВБО, необходимо отметить, что первый принятый учредительным съездом в 1915 г. Устав Общества вообще не предусматривал организации отделений. Этот явный недостаток был в известной степени преодолен на I Чрезвычайном собрании Русского ботанического общества в декабре 1916 г. при формировании Совета Общества. После имевшей место дискуссии было признано право отдельных научных центров, имеющих 5 и более действительных членов, иметь своего члена Совета и секретаря. Такими центрами в то время были: Москва (70 членов), Киев (25), Харьков (16), Тифлис (11), Новочеркасск (6), Одесса (5) и Томск (5). Естественно, что представители Совета стремились к объединению ботаников в этих городах и к организации регулярных научных заседаний.

Подъем общественной жизни, связанный с Октябрьской революцией, стимулировал естественное стремление ботаников Советского Союза к объединению своих сил и к оказанию посильной помощи развитию народного хозяйства и культуры. Этот в известной мере стихийный процесс был поддержан чрезвычайным собранием Общества в сентябре 1921 г., принятием решения об организации Пермского, Казанского, Воронежского, Саратовского и других отделений и о желательности создания ботанических ячеек в других городах. Всего к 1926 г. функционировало уже 12 отделений Общества.

Деятельность отделений в то время несомненно внесла новую свежую струю в жизнь Общества. Они организовывали научные заседания, привлекали к исследованиям молодые интересующиеся ботаникой силы, вели пропаганду ботанических знаний. Некоторые из отделений (например Новочеркасское, Московское, Томское и др.) издавали свои журналы, служившие как бы дополнениями к центральному органу Общества. Однако успех их работы зависел не только от инициативы местных ученых, но и от прочности установившихся контактов с Обществом. В начале 30-х годов, когда само Общество из-за непродуманной реорганизации ослабило свою работу, многие отделения распались и в 1945 г., например, функционировало всего лишь 2 отделения.

С возобновлением работы Общества в послевоенный период число отделений начало быстро расти. В 1950 г. наше Общество имело 7 отделений, к 1957 г. их уже было 22. Теперь же, как указано выше, в Советском Союзе насчитывается свыше 40 местных отделений и групп ВБО. Кроме того, около 200 действительных членов ВБО проживает в разных пунктах страны, не имеющих своих отделений; все они прикреплены к центральной организации Общества. Таким образом, ныне ВБО имеет достаточно установившуюся организацию своей периферии, которая нуждается лишь в некотором совершенствовании.

Перейдем теперь к краткому обзору деятельности отделений.

Московское отделение начало свои регулярные научные заседания уже с осени 1920 г. под председательством М. И. Голенкина и при активном

участии В. В. Алехина, Л. И. Курсанова, К. И. Мейера, Д. Н. Прянишникова и других московских ботаников. В 20-е годы Отделение осуществило ряд важных мероприятий, связанных с подготовкой Всероссийских геоботанических совещаний в Москве в 1922 г. и в Ленинграде в 1924 г., а также II Ботанического съезда в Москве в 1926 г. и с организацией ботанического изучения Московской области; издало том «Журнала Московского отделения РБО» (1922 г.). Была создана и активно работала под руководством В. В. Алехина Геоботаническая секция.

В 30-х годах и в послевоенное время вплоть до 1950 г. Московское отделение ослабило свою деятельность и работало не столь систематически. Объективно это в некоторой степени связано с наличием в Москве значительного числа семинаров в научно-исследовательских учреждениях и вузах, объединяющих специалистов разных профилей; кроме того имелся некоторый параллелизм в работе с Ботанической секцией Московского общества испытателей природы. Тем не менее Московское отделение ВБО, если учесть известную специфику его работы, имеет большие возможности к развертыванию работы как по линии создания отдельных секций, так и главным образом по пути объединения московских ботаников вокруг крупных проблем, представляющих общий интерес для специалистов всех профилей.

Следует подчеркнуть, что многие члены Московского отделения и его руководящий состав всегда находились в тесном контакте с Президиумом и Советом ВБО и сотрудничают с ними в проведении ряда важных мероприятий.

Помимо обсуждения научных докладов, и реферирования текущей литературы, Московское отделение уделяло много внимания популяризации ботанических знаний, организации экскурсий, демонстрации фильмов на ботанические темы.

В разные сроки в Отделении возникали секции, довольно активно работавшие. Так, с 1948 г. некоторое время существовала Секция биохимии растений, затем она прекратила свою деятельность в связи с организацией специального Биохимического общества. С 1961 г. была создана Комиссия по палинологии и микропалеоботанике, работала также Дендрологическая секция.

В последние годы Отделение издало первый сборник непериодического издания «Сообщений Московского отделения ВБО» (в. 1, 1960), «Краткий ботанический русско-латинский словарь»; выходит в свет карманный «Определитель растений Московской области».

Во главе Отделения с 30-х годов до 1953 г. находился Н. А. Максимов, с 1953 по 1964 г. председателем был Н. В. Цицин, а ученым секретарем А. А. Ничипорович. После недавно прошедших перевыборов образован новый Президиум Московского отделения под председательством А. А. Уранова. Сейчас в Отделении состоит 353 действительных члена ВБО.

Ныне активно действующее **Украинское ботаническое общество** является одним из самых крупных отделений ВБО. В его составе числится 574 члена.

После того как по инициативе киевских ботаников С. Г. Навашина, Е. Ф. Вотчала и А. В. Фомина был созван учредительный съезд Русского ботанического общества, с 1918 г. началось объединение украинских ботаников в составе Отдела естественных наук Украинского научного общества (Белоконь, 1957 г.). Ботаническая секция этого Общества, созданная в 1919 г., помимо научных заседаний и издания первого номера «Українського ботанічного журналу» в 1921 г., провела большую работу по учету и собиранию ботанических кадров после тяжелых лет гражданской войны, интервенции и разрухи. В 1921 г. Украинское научное общество и его Ботаническая секция были присоединены к молодой, только начавшей функционировать Украинской академии наук. Активную роль в то время в создании и деятельности Ботанической секции играли А. В. Фомин, А. А. Яната, Д. К. Зеров, Н. Г. Холодный, А. И. Соколовский и др.

Для обеспечения нормальной работы в марте 1925 г. Ботаническая секция была преобразована в **Украинское ботаническое общество** при Академии наук УССР, со своим уставом. На протяжении последующих 3 лет Общество систематически проводило научные заседания и издало третью, четвертую и пятую книжки журнала (1926, 1928, 1929 гг.). Но затем, в 30-х годах деятельность Общества не получила должного развития и практически прекратилась. Поэтому в начале 1940 г. на общем собрании нашего Общества вновь обсуждался вопрос о создании Киевского отделения.

Только в период послевоенного восстановления от тяжелых последствий временной немецко-фашистской оккупации был поставлен вопрос о воссоздании Украинского ботанического общества на правах республиканского отделения ВБО. В январе 1950 г. состоялось решение ВБО об организации Украинского ботанического общества и утвержден организационный комитет под председательством Д. К. Зерова и при секретаре А. И. Барбариче.

Оргкомитет выполнил большую работу по объединению сил украинских ботаников: значительно возросло число членов Общества, систематически проводились научные заседания, велась культурно-просветительная работа совместно с Украинским обществом охраны природы и Обществом по распространению политических и научных знаний УССР. С 1956 г. началась деятельность ряда периферийных отделений — Днепропетровского, Львовского, Одесского, Харьковского и других, создавались группы ботаников в других городах.

Особо важными вехами в жизни Украинского ботанического общества были его регулярно созываемые съезды: 1-й — в 1957-м г., 2-й — в 1960-м, и 3-й — в 1963-м.

Ныне Украинское ботаническое общество развертывает свою работу в разнообразных направлениях. При центральной организации Общества в Киеве активно работает 5 секций (флоры и растительности, дендрологии и акклиматизации растений, физиологии, микологии и альгологии).[1] Во многих городах Украины создано 27 отделений и групп Общества.

Украинское ботаническое общество на своих съездах и собраниях неоднократно обсуждало задачи развития ботаники на Украине, участвовало в ряде крупных всесоюзных конференций, отмечало памятные и юбилейные даты (например, 250-летие со дня рождения К. Линнея, собрания памяти С. Г. Навашина, В. И. Палладина и др.).

Помимо широко поставленной пропаганды ботанических знаний, Украинское общество систематически организует ботанические экскурсии и туристские поездки по Украине и за границу. Наконец, следует отметить, что, помимо регулярно выходящего «Українського ботанічного журналу», Обществу удалось наладить издание ежегодного сборника «Щорічник Українського ботанічного товариства» (вышло 3 выпуска). В этом сборнике печатаются доклады и аннотации сообщений, сделанных на съездах, собраниях и секциях, а также другие материалы, широко освещающие деятельность Украинского ботанического общества.

Белорусское отделение относится к числу созданных недавно. Организовано оно было в 1951 г., но лишь после 1957 г., когда был избран новый руководящий состав во главе с председателем Н. Д. Юркевичем и секретарем В. С. Гельтманом, Отделение развернуло активную и разностороннюю работу. За период с 1957 г. состав Отделения возрос более чем в 15 раз и сейчас оно имеет 333 члена. Организационно Отделение представляет совокупность 15 групп при различных научно-исследовательских учреждениях и вузах Республики. Более крупные группы имеют в своем составе секции. Например, в группе при Институте экспериментальной ботаники и микробиологии АН БССР (г. Минск) работают секции Флоры и растительности, Физиологии и биохимии расте-

[1] Кроме того, в Харькове продолжает работать созданная Т. Д. Страховым еще в 1925 г. Секция микологии, фитопатологии и иммунитета растений, входящая на правах отделения в Микологическую секцию ВБО.

ний, Генетики и экспериментальной полиплоидии, в группе при Центральном ботаническом саде АН БССР (г. Минск) имеется секция Зеленого строительства.

Белорусское отделение ВБО ведет большую и разнообразную работу: на заседаниях групп и общих собраниях активно обсуждались многочисленные доклады (свыше 500), отражающие многостороннюю научную деятельность членов ВБО. Отделение провело самостоятельно и совместно с Академией наук БССР и другими учреждениями ряд совещаний и сессий, например по изучению луговой растительности, по охране природы в Белоруссии, юбилейные научные сессии, посвященные 40-летию республики, 100-летию со дня выхода в свет книги Ч. Дарвина «Происхождение видов» и т. д.

С большим размахом члены Отделения ведут пропагандистскую и консультационную работу. За последнее 6-летие прочитано свыше 1100 лекций и докладов на предприятиях, в колхозах и совхозах, в школах, на семинарах агрономов и учителей.

Следует признать весьма продуктивной деятельность Белорусского отделения по изданию научных трудов. С 1959 г. вышло в свет 6 сборников, 7-й находится в печати; кроме того, несколько сборников издано совместно с Институтом экспериментальной ботаники и микробиологии АН БССР.

Предшественником ботанических отделений союзных республик Закавказья было **Кавказское отделение** Русского ботанического общества, начавшее свою деятельность в Тифлисе еще с 1917 г. и официально утвержденное в 1921 г. Активно участвовали в организации и работе Отделения Я. С. Медведев, С. Г. Навашин, А. А. Гроссгейм, Д. И. Сосновский, Ю. Н. Воронов, Н. А. Троицкий, Б. К. Шишкин и другие видные кавказские ботаники. Особенно энергично работала флористическая комиссия Отделения, во многом способствовавшая изучению флоры отдельных районов Кавказа.

Однако после 1927 г., когда значительно сократился численный состав Отделения, его деятельность заметно ослабела, и только в послевоенный период начали создаваться отделения ВБО в союзных республиках Закавказья.

После того как на II Делегатском съезде ВБО в 1957 г. было отмечено, что в Грузии, где имеется довольно много членов ВБО, нет местной организации Общества, содействующей развитию ботанических исследований в республике и установлению более тесных научных связей с ботаниками других республик, было создано **Грузинское ботаническое общество.** Оно оформилось как самостоятельное в 1958 г. и в 1963-м вошло в состав ВБО на правах республиканского отделения. Активное участие в развитии Общества принимали Н. Н. Кецховели (председатель), В. З. Гулисашвили, Л. И. Джапаридзе, М. Ф. Сахокия, А. Л. Харадзе, И. И. Тумаджанов, Т. А. Кезели (секретарь), В. Л. Менабде, М. Е. Эристави и многие другие. Сейчас в составе Общества числится 325 членов.

При Обществе имеется 8 секций: Флоры и систематики, Геоботаники, Споровых растений, Морфологии и анатомии, Культурной флоры, Генетики и селекции, Дендрологии и декоративных растений, Физиологии и микробиологии. Кроме общих собраний, Грузинское ботаническое общество организовало ряд научных сессий и конференций, в том числе и Всесоюзное совещание по флоре и растительности высокогорий (1961 г.). Помимо научных заседаний, Общество ведет большую лекционную работу в колхозах и на предприятиях республики.

В 1962 г. совместно с республиканским обществом охраны природы и работниками озеленения г. Тбилиси была проведена научная сессия, посвященная 75-летию мастера садового искусства В. Л. Бежанишвили.

С 1962 г. Грузинское ботаническое общество издает ежегодный научный «Вестник» (на грузинском языке).

Армянское отделение вначале было создано в 1939 г., но его деятельность была прервана войной. Вновь оно организовалось в 1958 г. и сейчас насчитывает 137 действительных членов. Председателем отделения является В. О. Казарян, секретарем Я. И. Мулкиджанян.

Отделение ныне имеет 4 секции: Флоры и растительности, Физиологии и экологии растений, Низших растений, Растениеводства и озеленения.

Отделение принимало участие в проведении нескольких совещаний, например в Закавказском микологическом совещании (1958 г.), в Тбилисском высокогорном совещании (1961 г.), в работах конференций по охране природы, освоению донных грунтов оз. Севан и т. п.

Отделение осуществляет научное руководство ботаническими исследованиями в трех заповедниках республики, ведет большую консультационную работу в помощь преподавателям биологии, на выставках по озеленению и цветоводству, организует ботанические экскурсии по республике и за ее пределами. Члены Отделения издали более десятка научно-популярных брошюр на ботанические темы. Закончено составление большого фотоальбома, освещающего типы растительности Армении, готовится к изданию первый выпуск «Трудов» Отделения, посвященный вопросам микологии и физиологии растений.

Еще в 1925 г. общее собрание РБО обсуждало заявление бакинских ботаников о желательности создания отделения Общества в Азербайджане. Однако только в 1951—1953 гг. здесь созданы 2 самостоятельных отделения: Бакинское и Кировобадское, деятельность которых, к сожалению, пока не объединена.

Бакинское отделение организовало более или менее систематическую работу только с 1957 г. Помимо научных заседаний, оно созывало специальные заседания, посвященные памяти А. А. Гроссгейма и Н. И. Вавилова. Члены Отделения оказывали практическую помощь организациям республики по вопросам возделывания хлопчатника, карантина растений, по озеленению, по улучшению и использованию летних и зимних пастбищ и т. п. Председатель М. Г. Абуталыбов, секретарь Р. А. Алиев.

Организация научно-общественной деятельности ботаников Средней Азии началась с октября 1921 г., когда было создано **Туркестанское отделение** Ботанического общества в Ташкенте. Здесь в это время сложился сильный коллектив ботаников (П. А. Баранов, А. В. Благовещенский, А. И. Введенский, Е. П. Коровин, М. В. Культиасов, М. Г. Попов, И. А. Райкова и др.), проводивший с большим размахом научно-исследовательскую и научно-общественную работу. Особенно активную деятельность Отделение развивало до 1925 г. под председательством А. В. Благовещенского, при секретарях В. П. Дробове и П. А. Баранове, когда систематически проводились научные заседания с докладами и рефератами, а члены Общества участвовали в многочисленных экспедициях в разных районах Средней Азии, разрабатывали методику стационарных исследований и т. д. Хотя Отделение и не имело печатного органа, однако работы членов Общества систематически печатались в местных научных изданиях: в Бюллетенях Среднеазиатского университета, в трудах Туркестанского научного общества.

В последующее время активность Отделения сильно снизилась.

Узбекское отделение преемственно продолжает деятельность Туркестанского отделения. В послевоенный период оно функционировало под руководством Е. П. Коровина и И. Д. Романова. Сейчас отделение возглавляет И. А. Райкова (председатель) и Е. С. Бородин (секретарь). Всего в отделении насчитывается 182 члена; оно, кроме Ташкента, имеет группы в Самарканде, Фергане и Нукусе. Помимо общих собраний с научными докладами, Отделение участвовало в научных конференциях и совещаниях: по биологическим комплексам (1964 г.), в научной сессии, посвященной 40-летию Ташкентского университета, и т. д.

В связи с быстрым развитием науки и научных центров в Средней Азии возникли отделения ВБО и в других союзных республиках.

Туркменское отделение организовалось в 1958 г. Его председателем является В. В. Никитин, а секретарем Е. П. Гуткова. Отделение объединяет 63 члена ВБО, работающих в разных ботанических и сельскохозяй-

ственных учреждениях и вузах республики. За время своего существования Отделение провело около 50 научных заседаний. В 1963 г. Отделение совместно с Институтом ботаники АН Туркменской ССР и Фармацевтическим обществом провело конференцию по использованию лекарственных растений местной флоры. В текущем году оно издало «Определитель растений окрестностей Ашхабада», составленный В. В. Никитиным.

Киргизское отделение (председатель И. В. Выходцев) организовано в 1962 г. и еще только развертывает свою деятельность. В частности, оно организовало летом 1965 г. совместно с Комиссией по высокогорьям ВБО III Всесоюзное совещание по изучению флоры и растительности высокогорий.

Таджикское отделение также находится в стадии организации. Оно утверждено Президиумом и Советом ВБО в 1964 г.

Казахское отделение возникло в 1948 г., но только вначале работало регулярно. С 1957 г. его деятельность вновь стала более систематической. За это время заслушано свыше 60 научных докладов и сообщений. Сейчас в составе Отделения насчитывается 63 члена, создана небольшая группа в г. Караганде. Казахское отделение имеет хорошие перспективы работы, учитывая необходимость объединения ботанических сил в разных районах этой обширной республики. Председатель Отделения Н. В. Павлов, секретарь З. В. Кубанская.

Все прибалтийские союзные республики имеют отделения ВБО, причем одно из них, а именно Литовское, уже имеет статут республиканского общества.

Латвийское отделение начало свою деятельность с 1952 г. и сейчас объединяет 53 члена Общества, работающих в Академии наук Латвийской ССР, в вузах и школах республики. Отделение имеет в своем составе 2 секции: Флоры и геоботаники и Физиологии растений. Систематически проводятся научные заседания. Отделение организовало совместно с Институтом биологии АН Латвийской ССР научную конференцию по изучению луговой растительности р. Даугавы, активно участвует в составлении сводки по дендрофлоре Прибалтики, а также в работе по охране природы и созданию заповедников. Председатель Г. С. Сабардина, секретарь А. А. Аболинь.

Литовское ботаническое общество было учреждено как отделение ВБО в 1950 г., но после того как оно развернуло многостороннюю и систематическую работу, по ходатайству литовских ботаников, было преобразовано в республиканское ботаническое общество.

Сейчас оно имеет в своем составе 75 членов и проводит регулярные общие собрания в гг. Каунасе и Вильнюсе. Общество имеет 2 секции: Флоры и геоботаники, Физиологии растений. Совместно с Вильнюсским университетом Общество организовало 3 научных конференции: по микроэлементам, по исследованию флоры Литвы и по декоративному садоводству.

Литовское ботаническое общество ежегодно организует специальные ботанические экскурсии и экспедиции в разные районы Литовской ССР и братских республик. Общество издало совместно с Институтом ботаники АН Литовской ССР 3 тематических сборника, а также руководство по собиранию растений и составлению коллекций. Члены Общества активно участвовали в подготовке к печати четырех томов «Флоры Литовской ССР», ведется работа над литовской ботанической библиографией. Создана специальная терминологическая комиссия, обсуждающая литовские ботанические термины.

Сильной стороной Литовского ботанического общества является широко поставленная популяризация ботанических знаний. Члены Общества опубликовали в республиканской печати около 80 статей, несколько брошюр, систематически выступают с докладами на методических семинарах для преподавателей биологии. Совместно с Институтом ботаники в 1964 г. была организована конференция по садоводству и первая республиканская выставка грибов. Председатель Общества И. К. Дагис, секретарь Э. К. Мадейките.

Эстонское отделение ВБО организовано в 1958 г., в его составе числится 24 члена. Работа Отделения ведется в тесном контакте с Секцией ботаники Общества естествоиспытателей при Академии наук Эстонской ССР; осуществляется также координация с Институтом зоологии и ботаники АН ЭССР и Кафедрой систематики растений и геоботаники университета в г. Тарту.

Отделение систематически устраивает научные заседания с докладами о результатах работ своих членов, принимает участие в организации и проведении ставших уже традиционными ежегодных ботанических экскурсий по Прибалтике, весьма успешно провело научную конференцию в связи со 100-летием со дня рождения Н. И. Кузнецова и симпозиум по изучению грибной и лишайниковой флоры прибалтийских республик.

Отделение уделяет много сил организации местной любительской фенологической сети и консультации ее членов, участвует в проведении ежегодной биологической олимпиады школьников и публикует много статей по охране природы и ценных диких растений. В 1965 г. подготовлен к печати научный сборник Отделения «Новости флоры Эстонии». Председатель отделения Х. Х. Трасс, секретарь А. А. Кальда.

Молдавское отделение учреждено в 1951 г. Отделение, кроме проведения своих научных заседаний, принимало участие в научной сессии, посвященной 40-летию Молдавской ССР, где члены ВБО выступили с серией докладов. Отделение дает многочисленные консультации, участвует в мероприятиях по охране природы и выявлению редких для республики видов растений (дикий виноград, ольха, подснежник складчатый и др.). Председатель отделения В. А. Рыбин, секретарь Л. П. Николаева.

В заключение остановимся на краткой характеристике деятельности некоторых отделений ВБО в Российской федерации. Сейчас здесь насчитывается 25 отделений (кроме ранее упомянутого Московского), и процесс образования новых ботанических ячеек еще далеко не закончился. Только в последний год образованы новые отделения общества — А м у р с к о е (в Благовещенске-на-Амуре), Б а ш к и р с к о е (в Уфе) и Б у р я т с к о е (в г. Улан-Удэ) (см. приложение).

Самым старым из отделений РСФСР является **Томское отделение**, учрежденное в феврале 1917 г. Под руководством П. Н. Крылова оно уже с 20-х годов вело большую и систематическую работу. Активную роль в сплочении и росте ботанических кадров Сибири сыграли также В. В. Сапожников, Б. К. Шишкин, В. В. Ревердатто, Л. П. Сергиевская и др. С 1932 по 1952 г. Томское отделение считалось Ботанической секцией Всероссийской ассоциации естествоиспытателей, а с 1952 г. вновь влилось в состав ВБО.

Выдающимся достижением Отделения является многолетняя работа по составлению и изданию «Флоры Западной Сибири», начатой П. Н. Крыловым и полностью завершенной (включая 2 выпуска дополнений) совсем недавно его учениками и последователями. Томское отделение также приступило к публикации «Флоры Красноярского края» (вышло 2 выпуска), издало 5 сборников «Известий Томского отделения РБО». Отделение ведет большую научно-популяризаторскую работу. Председатель В. В. Ревердатто, секретарь С. В. Гудошников.

В октябре 1917 г. при ближайшем участии Н. И. Вавилова, В. Р. Заленского и Д. Э. Янишевского возникло самостоятельное Ботаническое общество Юго-Востока, которое изъявило желание войти в состав РБО на правах автономного отделения и в качестве такового функционировало с 1921 г. После некоторого спада работы, с 1938 г. это отделение, получившее наименование **Юго-Восточного (Саратовского) отделения** общества, развило довольно активную деятельность под руководством Н. А. Максимова и впоследствии А. Д. Фурсаева: провело несколько конференций, в частности дискуссию по вопросам видообразования и внутривидовых взаимоотношений у растений, и издало библиографию «Флора и растительность Юго-Востока европейской части СССР» (1946 г.). После смерти Фурсаева в 1961 г. Отделение ослабило свою работу. В нем сейчас насчитывается 82 члена ВБО. Председатель отделения С. С. Хохлов.

Воронежское отделение было основано в 1921 г. под председательством Б. А. Келлера и при секретаре Б. М. Козо-Полянском, но затем слилось с Биологической секцией активно функционировавшего Общества естествоиспытателей. Как самостоятельное, оно возобновило свою деятельность с 1957 г., вначале под руководством Козо-Полянского, а затем сменившего его Н. С. Камышева. Оно насчитывает сейчас 47 членов. Отделение очень активно ведет работу в области охраны природы Центрального черноземья и создания заповедных участков, принимает участие в межвузовских конференциях по борьбе с эрозией почв и охране водных ресурсов. По ходатайству Отделения Ботаническому саду Воронежского университета присвоено имя его организатора Б. М. Козо-Полянского. Отделение публикует работы своих членов в непериодическом издании «Известия Воронежского отделения ВБО» (вышло 2 выпуска — 1960 и 1963 гг.). Председатель отделения Н. С. Камышев, секретарь Л. И. Кожевникова.

Пермское отделение также образовалось в 1921 г. и работало под председательством А. А. Рихтера (впоследствии его сменил А. Г. Генкель), при секретаре Д. А. Сабинине. Ныне оно насчитывает 34 члена. Издано два «Сборника работ Пермского отделения ВБО» (1959, 1965 гг.). Председатель А. Н. Пономарев, секретарь М. М. Данилова.

Казанское отделение возникло в 1921 г. и работало под руководством А. Я. Гордягина, при секретаре А. М. Алексееве. Оно возобновило свою деятельность с 1959 г. (в его составе 35 человек). В 1962 г. Отделение совместно с Казанским университетом организовало Всесоюзную конференцию по экспериментальной геоботанике, прошедшую с большим успехом. Материалы конференции опубликованы. Председатель М. В. Марков, секретарь Л. М. Ятайкин.

Ярославское отделение учреждено в 1955 г. и насчитывает 27 членов. Выпущен в свет сборник работ, посвященный изучению растительности Ярославского Поволжья, и «Определитель растений Ярославской области». Отделение принимает большое участие в пропаганде ботанических знаний и охране природы. Подготовлен методический сборник «Изучай свой край». Председатель В. К. Богачев, секретарь Н. М. Беловашина.

Чувашское отделение (председатель А. К. Ефейкина, секретарь П. С. Смирнов) образовано также в 1955 г. Оно подготовило к печати «Определитель высших растений Чувашии» и первый сборник научных работ. В составе Отделения 24 члена ВБО.

Ростовское отделение (председатель Отделения Г. Р. Матухин, секретарь Г. Д. Пашков) ведет свое начало от возникшего в первые годы после организации Ботанического общества отделения в Новочеркасске, существовавшего вплоть до 1925 г. В его создании участвовали В. М. Арциховский и И. В. Новопокровский. В 1919 г. это отделение издало один том «Журнала Новочеркасского отделения РБО». Ростовское отделение вторично учреждено в 1953 г. и ныне имеет в своем составе 41 члена. Регулярно проводятся общие собрания Отделения, посвященные обсуждению научных докладов и таким памятным датам, как 100-летие со дня рождения Д. И. Ивановского. Много усилий приложило Отделение к сохранению заповедников и ценных ботанических объектов, изданы специальный сборник на эту тему и карта «Природа Дона и ее охрана». В 1960 г. вышел в свет первый выпуск «Трудов Ростовского отделения ВБО», выход второго выпуска намечается в 1965 г.

Ставропольское отделение создано в 1957 г. По инициативе членов Отделения в г. Ставрополе осуществлена организация ботанического сада, создан при краевом музее гербарий флоры Ставрополья, собранный во время многочисленных ботанических экспедиций. Отделение активно выступало в защиту охраны заповедников и памятников природы края; оно издает совместно с краевым музеем и отделением Географического общества сборник «Материалы по изучению Ставропольского края» (вышло 11 выпусков). Организован цикл лекций по современной биологии. Председатель Отделения В. В. Скрипчинский, секретарь Г. И. Третьякова.

Центрально-Кавказское отделение, объединяющее ботаников гг. Орджоникидзе и Нальчика, было учреждено в 1961 г. Оно организовало в 1962 г. конференцию по флоре и растительным ресурсам Северного Кавказа и опубликовало сборник «Записки Центрально-Кавказского отделения ВБО» (1963 г.). Председатель И. С. Виноградов, секретарь Л. Б. Соколова.

Свердловское отделение создано в 1950 г. и насчитывает 83 члена ВБО. Отделение, помимо научных заседаний, провело совещания, имевшие всесоюзный характер, по вопросам классификации растительности, по экологии и физиологии древесных пород. Издано 3 выпуска «Записок Свердловского отделения ВБО» (1960, 1962, 1964). Отделение провело для учителей Свердловска цикл лекций по вопросам биологии и специальные заседания, посвященные памяти крупного уральского ботаника О. Е. Клера, а также памяти С. И. Коржинского. Председатель Отделения П. Л. Горчаковский, секретарь И. К. Киршин.

Новосибирское отделение учреждено в 1948 г. В его составе числится 66 членов. Отделение тесно связано с Центральным сибирским ботаническим садом. На расширенных заседаниях Совета Отделения обсуждались вопросы координации ботанических исследований в Сибири. Отделение ведет большую работу по озеленению городов Западной Сибири, особенно Новосибирска, населенных пунктов Кузбасса, и по пропаганде ботанических знаний. Готовится серия научно-популярных брошюр и «Определитель высших растений Новосибирской области». Председатель Отделения К. А. Соболевская, секретарь Т. Г. Попова.

Иркутское отделение основано в 1957 г. Помимо научных заседаний, Отделение совместно с Восточно-Сибирским биологическим институтом Сибирского отделения АН СССР организует ежегодные чтения памяти М. Г. Попова и издает прочитанные на них доклады. Члены Отделения проводят ботанические экскурсии для учителей и издают популярные брошюры по ботанике. В составе Отделения 37 членов. Председатель Л. И. Малышев, секретарь А. А. Горшкова.

Дальневосточное отделение во Владивостоке создано в 1956 г., насчитывает 53 члена ВБО. Оно организует ботанические экскурсии и консультации по ботанике для учителей и школьников. Подготовлен к печати совместно с Биолого-почвенным институтом СО АН СССР сборник статей о лесах Дальнего Востока. Председатель Отделения Л. Н. Васильева, секретарь — П. Г. Горовой.

Как видно, даже очень сжатый обзор неоспоримо свидетельствует о большой и плодотворной деятельности местных отделений ВБО. Их организующая и направляющая роль в сплочении и мобилизации ботанической общественности на решение актуальных задач ботаники и в ее приложении к практике велика и несомненна.

5. Съезды ботаников СССР, организованные Обществом

Большую организующую роль в развитии ботанической науки нашей страны сыграли съезды ботаников, созываемые Обществом.

В 20-х годах было созвано 3 всесоюзных съезда ботаников: I Всероссийский съезд русских ботаников в Петрограде в 1921 г., II Всесоюзный съезд ботаников в Москве в январе 1926 г. и III Всесоюзный съезд ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. В 50-е годы и в начале 60-х годов созывались делегатские съезды ВБО; их также было 3: первый — в январе 1951 г., второй — в мае 1957 г. и третий — в сентябре 1963 г., все — в Ленинграде.

В 30-х годах ботанических съездов не было, что объясняется нарушением в то время ленинских норм общественной жизни. Отсутствие съездов в 40-е годы связано с войной и нелегким послевоенным периодом восстановления народного хозяйства.[1]

[1] Напомним, что и Международный ботанический конгресс после второй мировой войны был созван только в 1950 г. в Швеции — стране, которая не принимала участия в этой войне.

Один из авторов этого очерка (Е. М. Лавренко) принимал участие во всех съездах РБО и ВБО и может по своим личным впечатлениям отметить то большое оживление, которое эти съезды вносили в научную жизнь всей страны в области ботанической науки.

Особенно следует отметить значение I съезда ботаников, который состоялся в конце сентября 1921 г. в Петрограде вскоре после окончания гражданской войны. После длительного периода разобщения, вызванного в нашей стране первой мировой и гражданской войнами, ботаники смогли, наконец, встретиться и обсудить многие проблемы своей науки. В организации этого съезда, помимо РБО, большу́ю роль сыграл также Главный ботанический сад РСФСР (Петроград).

Число членов этого съезда, судя по опубликованному их списку, — 182; однако ряд членов не прибыл в Петроград. Докладов было сделано 115, что свидетельствует о большой активности членов съезда; из них 45 докладов было сделано петроградскими ботаниками, а 70 — приезжими.

На общих и объединенных (совместных для нескольких секций) собраниях этого съезда был заслушан ряд интересных проблемных докладов, например: В. Л. Комарова — «Вегетативное размножение, апогамия и теория видообразования» (критика комбинативной гипотезы видообразования Лотси), «Смысл эволюции» (заключающийся в «замедлении энтропии по отношению к источнику жизни — солнечному лучу»), «Меридиональная зональность организмов»; Б. М. Козо-Полянского — «Теория симбиогенезиса и „временная" гипотеза пангенезиса»; Б. А. Келлера — «Экологические признаки и эволюция растительного мира», Н. И. Кузнецова — «Естественная система цветковых растений и дальнейшие задачи ее разработки», а также ряд интересных докладов по физиологии и экологии растений Л. А. Иванова, В. Р. Заленского, Б. А. Келлера и Н. А. Максимова.

Съезд принял резолюцию, посвященную главным образом организационным вопросам, поддержке ряда научных учреждений, вопросам охраны природы и т. д. В отчете о съезде отмечено также «видное участие в работах съезда женского элемента».

II Всесоюзный съезд ботаников происходил в Москве 16—25 января 1926 г. Он был более многочислен, чем первый; в опубликованном списке членов этого съезда числится 556 человек (см. Дневник Всесоюзного съезда ботаников. . ., 1926 г.), однако, как и на I съезде, некоторое число членов съезда фактически отсутствовало (например, многие ленинградские ботаники). Всего на этом съезде было сделано 252 доклада. Большую роль в организации этого съезда сыграл также Московский университет, его ботанические кафедры.

На общих собраниях съезда были произнесены речи проблемного характера; из них упомянем доклады С. П. Костычева «Некоторые очередные вопросы ферментологии», Г. А. Левитского «Гено- и кариотипические изменения в процессе эволюции», В. Н. Сукачева «Опыт экспериментального изучения борьбы за существование» [1], В. И. Талиева «Проблема видообразования и ботаническая география».

На секции морфологии и систематики был зачитан ряд интересных докладов по вопросам генетической цитологии (М. С. Навашин «Генеративные химеры в межвидовых скрещиваниях» и «Хромосомные мутации видов *Crepis* L. и принцип преемственности»), о формообразовании у растений (Н. П. Кренке «Конструктивные моменты формообразования» и др., Н. М. Гайдуков «О компликациях и конвергациях»), о закономерностях изменчивости растений (М. А. Розанова «О параллелизме модификаций и наследственных вариаций», «Изменчивость генеративных и вегетативных признаков»), по вопросам систематики водорослей, грибов и многие другие.

[1] На близкую тему был сделан также доклад В. Н. Любименко и других «Опыты над соревнованием за место у растений».

Участники секции физиологии растений обсуждали доклады по следующим вопросам: природа ксероморфности растений (Н. А. Максимов «Опыт экспериментального анализа понятия ксероморфизма», Б. А. Келлер «Сравнительная физиология и ее задачи в вопросе о ксерофитах»), осмотическое давление, в том числе и у пустынно-солончаковых растений (доклады А. В. Благовещенского и др.), экология и физиология фотопериодизма (В. Н. Любименко и О. А. Щеглова «К вопросу о периодизме»), экология и физиология движения пасоки у растений (доклад Е. Ф. Вотчала), биохимия окислительных процессов у растений (А. И. Опарин «К вопросу о ходе окислительных процессов в живой клетке»), по многим вопросам физиологии и биохимии микроорганизмов (доклады В. С. Буткевича, С. П. Костычева, А. А. Рихтера, Е. Е. Успенского и др.) и многие другие.

Секцию геоботаники интересовали вопросы методики изучения растительных сообществ (доклады В. В. Алехина; Л. Г. Раменского — «Объективное исследование растительности методом размещения»), классификация типов степей, вопрос тогда широко дебатировавшийся в нашей ботанической литературе (доклады В. В. Алехина, Б. А. Келлера), картография и районирование растительности (ряд докладов), а также характеристика и анализ растительности отдельных районов; последние доклады были сгруппированы по типам растительности. Следует упомянуть еще о двух геоботанических докладах, имеющих общее значение, — Н. И. Кузнецова «Итоги и дальнейшие задачи геоботанического обследования СССР и значение таковых обследований для экономического развития страны» и известного болотоведа Д. А. Герасимова «К истории развития лесов европейской части СССР и Урала за время существования торфяных болот». Это первая крупная обобщающая работа по истории развития лесной растительности на огромных пространствах западной части нашей страны, выполненная статистическим методом учета пыльцы в отложениях торфяных болот.

Работала также Секция прикладной ботаники, на которой обсуждались доклады о сорной растительности посевов, о влиянии пастьбы скота на растительность и пр.

Во время съезда состоялось юбилейное чрезвычайное собрание Русского ботанического общества при Академии наук СССР по случаю 10-летия его существования.

Интересно общее заключение по поводу этого съезда в отчетной статье секретаря общества Н. А. Буша (1927 : 463): «. . . съезд наглядно показал, что будущее ботаники у нас вполне обеспечено. На смену старикам уже есть целая армия вполне подготовленных научных работников, готовящих расцвет науки в нашей стране».

III Всесоюзный съезд ботаников проходил в Ленинграде в январе 1928 г. Этот съезд был весьма представительным: в опубликованном списке членов съезда числится 926 человек (см. Дневник Всесоюзного съезда ботаников. . ., 1928 г.), хотя, как и на предыдущих съездах, не все они присутствовали. Помимо общих собраний, работали 8 секций: 1) Физиологии растений, 2) Морфологии, анатомии, цитологии и генетики, 3) Систематики и географии высших растений и палеоботаники, 4) Альгологии, лихенологии и бриологии, 5) Микологии и фитопатологии, 6) Микробиологии, 7) Фитосоциологии и экологии растений и 8) Прикладной ботаники.

На общих собраниях были заслушаны доклады по важнейшим вопросам биологии. В. И. Талиев в докладе «О закономерностях в эволюционном процессе», подчеркивая, что «процесс эволюции есть в целом процесс приспособления», отмечал наличие «ортогенетического приспособления», т. е. выработки структур, без которых данная ортогенетическая тенденция [1] не могла бы осуществляться». Он указал также на необходимость

[1] В. И. Талиев под «ортогенетической тенденцией» понимал специфичность набора признаков, а соответственно и изменчивости, свойственную определенным систематическим группам.

при изучении эволюционного процесса сочетать наблюдения в природе, изучение «общей связи со смежными формами» и эксперимент; об этой «триаде» часто теперь забывают. Н. И. Вавилов в докладе «Географическая изменчивость» сообщил об основных результатах своих замечательных «географических опытов» с посевами растений многочисленных культурных видов и их сортов в различных природных зонах и районах СССР. Его основной вывод таков: «Реакция на географические факторы обычно связана с местом происхождения растений; отсюда, обратно, по реакции на географические факторы можно до известной степени определять их происхождение». Д. Н. Прянишников сообщил в докладе «О превращении белковых веществ в растениях» о своих замечательных исследованиях превращения азотистых веществ в растительном мире; его исследования, как известно, показали почти полное сходство этих процессов у растений и животных.

На общих собраниях были сделаны также доклады: В. Л. Комаровым о цикле развития, как источнике эволюции, А. Г. Гурвичем о митогенетическом излучении, как возбудителе клеточного деления, Е. Е. Успенским об окислительном потенциале и роли его в биологии, Н. Г. Холодным о химических регуляторах роста (гормоны) и их роли в механизме фототропических и геотропических движений [1] и др.

Среди многочисленных докладов на Секции физиологии растений отметим следующие: об осмотическом давлении у растений (А. В. Благовещенский), о растительных протеазах (он же), об ионизации воздуха листьями (Е. Ф. Вотчал), о транспирационном коэффициенте ассимиляции (он же), о фосфатном питании растений (М. К. Домонтович), о климатах СССР и химической деятельности растений (С. Л. Иванов), о связи между строением листа и водным балансом (Б. А. Келлер), о математической теории факторов роста (А. Кирсанов), об исследовании фотосинтеза в природных условиях (С. П. Костычев и др.), об итогах и перспективах 150-летнего изучения фотосинтеза (обзорный доклад В. Н. Любименко), о фотосинтезе морских зеленых, бурых и красных водорослей (В. Н. Любименко и З. П. Тиховская), о физиологии фотопериодизма (Н. А. Максимов и др.), об изменении количества ферментов в созревающих семенах (А. И. Опарин и др.), о смолах и эфирных маслах у хвойных (Г. В. Пигулевский), о физиологии иммунитета (А. А. Рихтер), о регулировании реакции наружного раствора растениями (Д. А. Сабинин), о завядании и засухоустойчивости (И. И. Туманов).

Программа работ Секции морфологии, анатомии, цитологии и генетики была также посвящена многим актуальным вопросам. Упомянем следующие цитологические доклады: систематическая кариология семейства злаков (Н. П. Авдулов), экспериментально вызванное перемещение хромосом из одной клетки в другую (Г. А. Левитский). Вопросы генетики и селекции обсуждались в докладах: об определении пола у растений (обзорный доклад Л. П. Бреславец), о генетике твердых пшениц (Т. К. Лепин), о ржано-пшеничных гибридах реципрокного скрещивания (Н. Г. Мейстер), об инцухте в применении к селекции подсолнечника (Е. М. Плачек). Изменчивости растений и изучению низших таксономических единиц с позиций классической генетики касались доклады: об естественном отборе и мелкоплодных формах дуба черешчатого (Н. П. Кобранов), о методике характеристики чистых линий мягкой пшеницы (А. А. Корнилов), о гибридизационных явлениях в природе и значении их для эволюции (М. Г. Попов), об аналитическом (экспериментально-генетическом) направлении в систематике и вопросе о низших таксономических единицах (М. А. Розанова), об изменчивости обыкновенной сосны в связи с климатом (С. М. Самофал), о принципах классификации на основе генетико-систематического изучения семейства крестоцветных (Е. Н. Синская). Упомянем также о следующих докладах на этой же секции: о трансплантации и регенерации у растений (обзорный доклад Н. П. Кренке), о пестролистности у растений (В. Л. Рыжков), об анатомическом строении полукустарников (О. Н. Радкевич) и др.

[1] К сожалению, тезисы этих докладов не опубликованы.

На Секции систематики и географии высших растений и палеоботаники, как и на некоторых других секциях, был сделан ряд обзорных докладов: о новейших работах по палеоботанике в СССР (А. Н. Криштофович), о новейших исследованиях флоры и растительности Крыма, Кавказа и Закавказья (Н. А. Буш), о ботанико-географических исследованиях в Средней Азии с 1917 по 1927 г. (Б. А. Федченко). Из ботанико-географических докладов упомянем сообщения: о степях Западной Европы (Г. Э. Гамс), о растительных высотных поясах в горах Средней Азии (М. Г. Попов), о растительных ландшафтах Памира (И. А. Райкова), о ботанико-географических подзонах долины р. Печоры (Ф. В. Самбук), о растительности эпохи мамонта в арктической Сибири (А. И. Толмачев); на этой же секции заслушаны доклады: о послемеотических изменениях растительности и климата в Воронежской губернии (П. А. Никитин), об организации ботанических работ в заповедниках (В. Н. Сукачев), о результатах систематического изучения североазиатских маков (А. И. Толмачев) и др.

На Секции альгологии, лихенологии и бриологии из области альгологии были заслушаны довольно многочисленные доклады: о филогенетической системе водорослей (Н. М. Гайдуков), о филогенетической систематике зеленых водорослей (В. В. Миллер), об альгологической характеристике различных типов водоемов Средней Азии (И. А. Киселев), о фитопланктоне северо-западной части Черного моря (П. И. Усачев), об экономическом значении для СССР тихоокеанских водорослей (Л. Эратов) и другие, главным образом по вопросам систематики отдельных групп водорослей. Лишайникам и мхам были посвящены доклады: о синтезе лишайника (А. Н. Данилов), о современном состоянии системы лишайников (А. А. Еленкин), о биологии сфагнов (Я. Я. Гетманов) и немногие другие.

На Секции микологии и фитопатологии среди других были заслушаны следующие доклады: о грибных вредителях книг (В. С. Бахтин), о микофлоре почвы (А. И. Райлло), о микофлоре воды (М. М. Самуцевич), о микофлоре воздуха (А. А. Шитикова-Русакова), о пораженном поле как сообществе больных и здоровых растений (Г. Е. Спангенберг), к вопросу о видообразовании у грибов (А. А. Ячевский). Остальные доклады касались главным образом изучения микофлоры отдельных районов и отдельных вопросов фитопатологии.

Число докладов на Секции микробиологии было невелико. Некоторые из них были посвящены различным вопросам микробиологии почв (доклады С. А. Безрукова, А. В. Благовещенского, А. Ф. Войткевича, Л. Н. Гурфейн, М. М. Кононовой, А. Р. Мишенкова, Е. Н. Мишустина, А. С. Разумова); отдельные доклады касались также клубеньковых бактерий (В. П. Израильский), микробиологии воздуха, снега, вод и почв Новой Земли (А. Ф. Казанский) и других вопросов.

Весьма разнообразна была тематика докладов на Секции экологии растений и фитосоциологии. На секции развернулась дискуссия по вопросу о сущности растительного сообщества (фитоценоза) и самого названия науки «фитосоциологии». П. Н. Овчинников и В. И. Талиев в своих докладах возражали против сравнения растительных сообществ с человеческим обществом и «социальности» тех явлений, которые присущи растительным сообществам, а в связи с этим и против того, чтобы называть науку, изучающую сочетания растений, фитосоциологией. Противоположную точку зрения отстаивал в своем докладе Ф. Дингельштедт. Отметим также доклад А. П. Шенникова о конвергенции среди растительных ассоциаций.

Небольшое количество докладов было посвящено методике исследования: о методике закладки и обработки пробной площадки в лесных насаждениях (Я. Я. Алексеев), о площади выявления (минимальном ареале) в лесных ассоциациях на примере сосновых лесов Бузулукского бора (Т. А. Носков).

Ряд докладов был посвящен лесам: общим вопросам номенклатуры лесных ассоциаций (В. Н. Сукачев), классификации еловых ассоциаций (С. Я. Соколов), явлениям дегрессии лесных ассоциаций (Н. А. Коновалов), сосновым лесам Саратовской губ. (Л. Н. Калашников), лесам Чувашии (А. Плетнева-Соколова), высотнозамещающим ассоциациям буковых и сосновых лесов в Крыму (Г. И. Поплавская) и др.

Большое число докладов касалось изучения болот. Обзорный доклад об изучении растительности и стратиграфии торфяных отложений болот сделал В. С. Доктуровский; о динамической теории развития торфяных залежей сообщил В. В. Кудряшов, об экологии болотных мхов, а также о номенклатуре растительных сообществ болот — П. Д. Варлыгин. Несколько докладов касалось растительности и развития болот отдельных районов: верховых болот Ленинградской обл. (И. Д. Богдановская-Гиенеф), болот Иваново-Вознесенской и Владимирской областей (С. Н. Тюремнов) и болот Васюганья в Западной Сибири (А. Я. Бронзов). Истории растительности на основании пыльцевого анализа торфяных отложений были посвящены доклады Г. И. Ануфриева (Северо-Запад европейской части СССР) и Д. А. Герасимова (Казанская губ.).

Довольно много сообщений касалось растительности степей и вообще растительного покрова лесостепных и степных районов (типология степей, почвоприуроченность растительных ассоциаций, взаимоотношения между отдельными типами растительности, история последней) Украины (доклады М. С. Шалыта, М. И. Котова, Е. М. Лавренко), Орловской губ. (А. И. Куренцов), Татарии (М. В. Марков), песчаных массивов Нижнего Дона (А. Г. Гаель), предгорий Южного Урала (Л. Н. Тюлина).

Ряд докладов был посвящен растительности пустынь Закавказья и Средней Азии: Мильской «степи» в Восточном Азербайджане и растительности различных типов засоленных почв Закавказья (А. А. Гроссгейм), растительности приморских песков Азербайджана (А. А. Михеев), юго-восточным Каракумам и высотной дифференциации псаммофитной растительности на возвышенности Карабиль в южной Туркмении (Е. П. Коровин); М. В. Культиасов сделал доклад о «полиморфизме» в растительности Средней Азии.

Фенология растений и растительных сообществ рассматривалась в докладах С. О. Илличевского, А. В. Кожевникова и В. Н. Хитрово.

Большое количество докладов было сделано на Секции прикладной ботаники; они касались весьма разнообразных вопросов: природных ресурсов красильных, дубильных, эфироносных и лекарственных растений, культуры последних, систематики и сортового состава пшениц, физиологического изучения сортов пшеницы, культуры чая в Закавказье и многих других. Особенно интересны были доклады о химизме культурных растений (Н. Н. Иванов), фотопериодизме последних (Н. А. Максимов и др.), об экспериментальном изучении взаимоотношений культурных растений и сорняков, а также о биологии засоряющих растений (доклады В. П. Кушниренко, П. И. Лещенко, И. Н. Шевелева).

Выше мы особенно подробно остановились на тематике докладов на общих собраниях и секционных заседаниях III Всесоюзного съезда ботаников, чтобы показать широту охвата на съезде как общебиологических проблем, так и более частных вопросов ботанической науки.

Уже на I Всероссийском съезде русских ботаников, как упомянуто выше, был сделан ряд докладов по общим проблемам эволюции органического мира, о закономерностях видообразования, а также по филогении цветковых растений. На II Всероссийском съезде ботаников большое внимание было уделено обсуждению вопросов цитогенетики и применению генетических методов и концепций для целей внутривидовой систематики растений, а также вопросам внутривидовой борьбы за существование (доклады В. Н. Любименко и В. Н. Сукачева). Особенно большое место проблемам эволюции, видообразования и особенно применению генетических принципов и методов в систематике низших таксономических единиц было уделено в работе III Всесоюзного съезда ботаников.

К большому сожалению, по ряду причин (о чем сказано далее) все эти важнейшие вопросы биологической науки, начиная с 30-х годов, постепенно снимались с широкого обсуждения и, как будет показано, их снова у нас начали изучать и обсуждать только с конца 50-х—начала 60-х годов.

Следует отметить огромную организующую роль в созыве этих трех всесоюзных съездов ботаников президента Ботанического общества И. П. Бородина и ученого секретаря Общества Н. А. Буша.

Как уже упоминалось выше, в 30-х годах ботанические съезды не созывались. Это объясняется усилением влияния догматически настроенных биологов во главе с Т. Д. Лысенко, требовавших безусловного согласия с их концепциями и не терпящих обсуждения последних по существу.

Общество принимало ряд мер для того, чтобы организовать очередной съезд ботаников. Предполагался созыв съезда в 1930 г. в Киеве, затем в Ташкенте, а в конце 30-х годов в Ленинграде, но осуществить эти намерения не удалось (Сочава, 1947 г.).

После войны Общество снова, в 1947—1948 гг., обсуждало вопрос о созыве IV Всесоюзного ботанического съезда. Съезд намечался на конец 1948 г.; была проведена большая подготовительная работа, но, как сказано в отчете ученого секретаря ВБО В. Б. Сочава (1950 : 439), «Четвертый Всесоюзный съезд ботаников пришлось отложить, так как осенью 1948 г. сделалось ясно, что принятая программа съезда была неполной». Августовская сессия ВАСХНИЛ сделала невозможным проведение ботанического съезда.

После Великой Отечественной войны удалось созвать 3 съезда делегатов ВБО (в 1950, 1957 и 1963 гг.), основной задачей которых было обсуждение отчетов о деятельности Общества, а также избрание нового состава руководства Общества (президента, вице-президентов, ученого секретаря, членов Президиума и Совета Общества). Только после восстановления ленинских норм общественной жизни на этих съездах ставились и обсуждались доклады, часто довольно многочисленные, посвященные различным вопросам ботанической науки. Все эти делегатские съезды созывались в Ленинграде.

Помимо этих трех съездов делегатов ВБО, было еще одно многочисленное делегатское совещание членов ВБО в 1951 г., посвященное обсуждению задач советских ботаников в связи с «планом преобразования природы».

Далее кратко остановимся на работе делегатских съездов ВБО.

I Съезд делегатов ВБО состоялся 29—30 января 1950 г., почти через четверть века после III Всесоюзного съезда ботаников. На съезде присутствовало 79 делегатов от всех отделений общества и более 250 гостей. Съезд открыл вице-президент ВБО акад. Н. А. Максимов. Подробный доклад о деятельности ВБО за 1946—1949 гг. сделал ученый секретарь Общества В. Б. Сочава. Кроме организационных вопросов, этот делегатский съезд ВБО заслушал и обсудил несколько научных докладов: о теоретических основах мероприятий по продвижению новых культур в более северные и высокогорные районы (П. А. Баранов), о работе советских геоботаников по обслуживанию народного хозяйства СССР (Е. М. Лавренко), о значении пенициллина для продуцирующего его грибка (С. Д. Львов), о некоторых теоретических соображениях к построению новой системы растений (М. М. Ильин). Была заслушана также речь А. А. Ничипоровича — «Вопросы фотосинтеза».

Этот делегатский съезд прошел под сильным влиянием Августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г., сыгравшей такую отрицательную роль в развитии нашей агрономической и биологической науки. Так, в резолюции данного съезда имеются следующие предложения: «. . . работа Общества и его отделений должна. . . осуществляться в свете идей мичуринской биологии», на намечаемом IV Всесоюзном ботаническом съезде (который не состоялся) «должны быть поставлены на обсуждение важнейшие вопросы

ботаники в свете мичуринского учения» и т. д. (Сочава, 1950 : 441). Под «мичуринской биологией» и «мичуринским учением» в то время разумелись не столько взгляды самого И. В. Мичурина, сколько биологов-догматиков, канонизировавших свое «учение» и называвших его «мичуринским».

Руководство Обществом и после I съезда делегатов ВБО продолжало подготовку организации IV Всесоюзного ботанического съезда, который намечался на август 1951 г., но, как известно, не состоялся. Был опубликован список проблем, которые должны были обсуждаться на этом съезде (Бот. журн., т. 35, в. 6, 1950 г.). И здесь чувствуется влияние все той же Августовской сессии ВАСХНИЛ. Так, в программу съезда включалась проблема «Дальнейшее развитие мичуринской (разумей Т. Д. Лысенко, — *Е. Л.* и *А. Ю.*) теории наследственности и ее изменчивости», в которую входили такие вопросы, как «Вегетативная гибридизация и ее теоретическое и практическое значение» и «Дальнейшее развитие мичуринской генетики как теоретической основы селекционной работы в СССР».

28—31 января 1951 г. было созвано Делегатское совещание Всесоюзного ботанического общества, посвященное обсуждению задач советских ботаников в осуществлении плана преобразования природы. В этом совещании приняло участие 167 делегатов от всех отделений Общества. На собраниях, кроме того, присутствовало более 500 гостей, из них 60 иногородних (Сочава, 1951 г.).

Заседания открылись вступительным словом президента ВБО акад. В. Н. Сукачева.

Первый цикл докладов на этом совещании посвящен итогам и перспективам геоботанических исследований, связанных в основном с полезащитным лесоразведением. Вводный доклад на эту тему сделал В. Н. Сукачев, который подвел итоги работы руководимой им Комплексной научной экспедиции АН СССР по полезащитному лесоразведению и поставил на обсуждение ряд методических и программных вопросов. Сообщение об основных результатах геоботанических исследований в составе этой экспедиции сделал Е. М. Лавренко. Затем с докладами выступили: А. Д. Фурсаев — о работе ботаников Юго-Востока европейской части СССР по трассам государственных лесных полос, М. И. Котов и Ф. А. Гринь — о работе украинских ботаников, связанных с полезащитным лесоразведением, Я. Д. Панфилов — о некоторых итогах лесоразведения гнездовым способом в Саратовской обл. (автор этого доклада — сторонник взглядов Т. Д. Лысенко). Доклад М. В. Маркова касался преимущественно работ казанских ботаников в поймах Волги и Камы. На состоявшихся в дни делегатского совещания общих собраниях ВБО были заслушаны доклады о стационарных геоботанических работах в составе упомянутой выше экспедиции АН СССР по вопросам полезащитного лесоразведения.

Особое заседание было посвящено задачам ботаников в связи с созданием устойчивой кормовой базы в районах новостроек, предусмотренных общим «планом преобразования природы» того времени. Вводный доклад на эту тему сделал И. В. Ларин. Работам ботаников, связанным с кормопроизводством (использование и улучшение пастбищ, многолетние травосмеси в полевом севообороте и др.) на Юго-Востоке европейской части СССР, в Туркмении, Западной и Средней Сибири, посвятили свои доклады Н. Т. Нечаева, Н. Г. Андреев, И. А. Цаценкин, А. В. Кумшнова и др.

На отдельном заседании этого делегатского совещания обсуждались также задачи физиологии растений в связи с проблемой орошения. Вводный доклад на эту тему сделал акад. Н. А. Максимов. С докладами выступили И. В. Красовская, Н. С. Петинов, А. М. Алексеев, М. Ф. Лобов и П. А. Генкель.

По всем эти трем основным разделам совещания были приняты резолюции, в которых отмечались успехи и недостатки в работе и намечалась программа дальнейших исследований (Сочава, 1951 г.).

На этом же делегатском совещании было сделано несколько докладов по вопросам чередования поколений у растений. Вводный доклад по этой проблеме должен был сделать известный советский ботаник Б. М. Козо-Полянский, но он не прибыл на совещание; тезисы его доклада опубликованы (Козо-Полянский, 1951 г.). Доклады по этой проблеме были сделаны М. М. Голлербахом, Е. Н. Герасимовой-Навашиной, К. Ю. Кострюковой, В. А. Поддубной-Арнольди и др.; на некоторых из этих докладов чувствовалось большое влияние концепций Т. Д. Лысенко по вопросу об оплодотворении у растений.[1]

II Делегатский съезд ВБО состоялся 9—17 мая 1957 г. В работе съезда приняли участие 155 делегатов от всех отделений Общества. На заседаниях было много гостей; на общих собраниях — до 300—450 человек. Помимо общих собраний, работали секции Физиологии растений, Морфологии и эволюции растений, Флоры и растительности, Споровых растений (с тремя подсекциями — альгологической, микологической и лихено-бриологической), Культурных и полезных дикорастущих растений. Всего на общих и пленарных заседаниях было заслушано 207 докладов советских ученых и 10 докладов ученых зарубежных стран (Корчагин, 1957 г.; Тихомиров, 1957 г.).

В работе съезда принял также участие ряд крупных ботаников социалистических стран: Болгарии (Д. Йорданов и И. Ганчев), Венгрии (Р. Шоо и С. Яворка), Германской Демократической Республики (К. Мотес и А. Арланд), Китайской Народной Республики (Цин Жень-чан и Хоу Сюэ-юй), Польши (Е. Чесновский), Румынии (Е. Поп и К. Захариади) и Чехословакии (С. Прат и Я. Клика).

На программе и всей работе II Делегатского съезда ВБО благотворно сказались решения XX съезда КПСС, осудившего культ личности Сталина и положившего начало восстановлению ленинских норм общественной жизни в нашей стране.

Во-первых, следует отметить очень большое значение вступительного доклада президента ВБО В. Н. Сукачева «Главнейшие очередные задачи ботаники в СССР», который был заслушан и обсужден на первом общем собрании съезда и опубликован на страницах «Ботанического журнала» (т. 42, № 11, 1957 г.). Этот доклад, сыгравший большую роль в дальнейшем развитии советской ботаники, предварительно был обсужден на заседаниях Президиума ВБО.

В этом прекрасном докладе, который до сих пор сохранил свое значение как программа действия, Сукачев подробно остановился на современном состоянии, недостатках и необходимых мероприятиях по дальнейшему развитию всех ботанических дисциплин. Перечислим основные разделы этого доклада: 1) общие задачи ботанических исследований в СССР; 2) главнейшие задачи отдельных ботанических дисциплин в СССР — а) флорологии, систематики и географии растений, б) морфологии растений (цитология, анатомия, эмбриология и собственно морфология), в) геоботаники (включая ботаническую географию), г) физиологии растений, д) генетики растений, е) экологии растений, ж) изучения растительных ресурсов и работ по интродукции растений, з) изучения культурных растений; 3) задачи ботаники в связи с запросами сельского и лесного хозяйства; 4) задачи в области строительства сети исследовательских учреждений по ботанике; 5) задачи по изданию ботанической литературы; 6) задачи по подготовке научных кадров по ботанике; 7) задачи в области преподавания ботаники в высшей школе; 8) о дальнейшей деятельности ВБО. Особенно остро был поставлен вопрос об отставании у нас цитологии и генетики. Предложения по улучшению положения генетики и по ее развитию начали реализоваться только в последнее время.

По докладу Сукачева была принята большая резолюция, отразившая все аспекты дальнейшего развития ботанической науки в нашей стране.

[1] Опубликовано 4 выпуска «Тезисов докладов Делегатского совещания ВБО» (М.—Л., 1951).

На другом общем собрании этого съезда были сделаны доклады А. А. Ничипоровичем «Современное состояние проблемы фотосинтеза» и Ф. Х. Бахтеевым «О состоянии преподавания ботаники в средней школе». Последний доклад вызвал оживленные прения и был также опубликован в «Ботаническом журнале» (т. 43, № 1, 1958 г.). Как известно, преподавание ботаники, как и вообще биологии, в средней и высшей школе в течение последних двух десятилетий, а особенно после Августовской сессии ВАСХНИЛ, было в совершенно неудовлетворительном состоянии. Над всей биологией в нашей стране довлели концепции «школы» Т. Д. Лысенко, который не хотел считаться с современными достижениями мировой биологии, в основе которых часто лежали работы советских ученых.

В своем докладе Бахтеев подверг резкой критике программу по ботанике в средней школе и принятые в последней учебники по ботанике. По этому докладу была вынесена специальная развернутая резолюция. Предложения, содержащиеся в этой резолюции, начали осуществляться только в последнее время, после Октябрьского Пленума ЦК КПСС 1964 г.

Одно из общих собраний было посвящено докладам зарубежных ученых.

Мы не имеем возможности сколько-нибудь подробно остановиться на многочисленных докладах, которые были сделаны на 5 секциях съезда [1]. Отметим лишь немногие сообщения, в большинстве случаев свидетельствующие о возникшей возможности более свободного обсуждения ряда проблем, по которым ранее допускались лишь канонические решения, предложенные биологами-догматиками.

Так, в докладах ряда исследователей в области физиологии развития растений (М. Х. Чайлахяна, А. К. Ефейкина, Ф. Э. Реймерса и др.) в той или иной мере критиковалась теория стадийного развития растений, предложенная Лысенко. По этому вопросу на съезде делали доклады и сторонники последнего (Ф. М. Куперман и др.). В докладе Е. И. Ратнера, известного специалиста по минеральному питанию растений, с полным основанием отмечалось, что поглощение из внешней среды минерального азота обязано метаболической активности самих корней, а не жизнедеятельности окружающих корни микроорганизмов, как утверждал Лысенко (см. Тезисы докладов II Делегатского съезда ВБО, в. II, Секция физиологии растений). На заседаниях Секции морфологии и эволюции растений (по теме «цитологические основы формообразования») ряд докладов (П. А. Баранова, А. Р. Жебрака, А. Н. Луткова, Т. С. Матвеевой и В. В. Сахарова) был посвящен полиплоидии, ее роли в эволюции растений и в селекции различных культурных растений; другие доклады были посвящены радиационной генетике (Н. П. Дубинина, Л. П. Бреславец и др.), и цитологическим основам эволюции (М. С. Навашина и А. А. Прокофьевой-Бельговской). На Секции культурных растений следует отметить сообщения о гетерозисе у кукурузы (Г. С. Галеев), о генетически регулируемом апомиксисе (Н. П. Дубинин и Д. Ф. Петров).

На Секции флоры и растительности доклады были сгруппированы по следующим тематическим группам: 1) история флоры и растительности СССР и сопредельных стран, 2) принципы классификации растительных сообществ и 3) экспериментальная фитоценология.

Весьма многочисленны были доклады на секции споровых растений.

Таким образом, работа делегатского съезда ВБО 1957 г. выгодно отличалась от I-го съезда делегатов ВБО и упомянутого совещания не только широтой тематики, но и более глубокой и современной постановкой многих важных проблем ботанической науки. Это было начало освобождения отечественной ботаники от догматических пут предшествующих лет.

III Делегатский съезд ВБО проходил в Ленинграде с 23 по 28 сентября 1963 г.

---

[1] В 1957—1958 гг. издано 8 сборников тезисов докладов на этом съезде и отдельно сборник тезисов докладов зарубежных ученых.

В отличие от большинства предыдущих съездов работа этого съезда ВБО проводилась на общих для всех участников симпозиумах, посвященных обсуждению важнейших проблем ботаники (Гордеева, 1964).

Съезд открыл президент ВБО В. Н. Сукачев. Затем было заслушано 2 доклада, посвященных современному состоянию ботанической науки и главнейшим ее задачам на ближайшие годы: В. Н. Сукачев и Ал. А. Федоров «Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины и главнейшие задачи, стоящие перед ней» (Сукачев и Федоров, 1964); Е. М. Лавренко «Об основных уровнях организации органического мира в связи с познанием растительного покрова» (Лавренко, 1964).

В своем докладе Сукачев и Федоров рассмотрели состояние и дальнейшие пути развития ботанической науки в свете решений XXII съезда КПСС и постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой». В этом докладе они развивали также многие из тех положений, которые выдвинул Сукачев в своем вступительном докладе на близкую тему на II съезде ВБО. Ими рассмотрено современное состояние и намечены основные задачи в области систематики и флористики высших и низших растений, палеоботаники, географии растений, геоботаники, морфологии растений, ботанического ресурсоведения, «космической» ботаники. В докладе обращено внимание на серьезное отставание в области изучения структуры вида, исследования низших растений, особенно грибов, углубленного изучения ареалов видов флоры СССР, цитологических исследований растений и т. д. Отмечена также необходимость широкого внедрения в ботанические исследования эксперимента и применения новых методов (математических, химических, физических и пр.), комплексного решения многих проблем, а также составления и издания обобщающих монографий и руководств по основным разделам ботанической науки.

Первый симпозиум на этом съезде был посвящен вопросам систематики и эволюции растений; на нем выступили с докладами А. Л. Тахтаджян («Пути развития систематики высших растений»), А. В. Благовещенский («Биохимические критерии таксономии цветковых растений»), М. М. Голлербах («Вопросы систематики низших растений») и А. И. Толмачев («Вопросы географии растений»).

Второй симпозиум касался изучения культурных растений и обогащения растительных ресурсов СССР; доклады сделали П. М. Жуковский («Использование ботанических закономерностей в новейших методах селекции культурных растений»), А. А. Ничипорович («Принцип повышения коэффициентов использования энергии солнечной радиации в фотосинтезе растений культурных и естественных ценозов»), С. М. Букасов («Итоги и перспективы межвидовой гибридизации и селекции картофеля»).

Третий симпозиум был посвящен изучению взаимоотношений растений и среды в крайних условиях существования. С докладами выступили О. В. Заленский («Физиологические приспособления растений к крайним условиям существования»), И. Г. Серебряков («Изучение жизненных форм растений пустынной и тундровой зон») и В. К. Василевская («Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана»). На этом же симпозиуме были сделаны доклады по фотопериодизму растений М. Х. Чайлахяном («Проблема фотопериодизма растений и пути ее решения») и Б. С. Мошковым («Актиноритмизм растений»).

Наконец, на четвертом симпозиуме были рассмотрены вопросы изучения закономерностей строения и распределения растительного покрова, а также проблема исследования природных растительных ресурсов СССР и повышения их продуктивности. На этом симпозиуме сделали доклады Ал. А. Федоров («Задачи ботанического ресурсоведения»), Б. А. Тихомиров («Современные проблемы и задачи геоботаники в СССР»), В. Г. Карпов («Экспериментальные методы в геоботанике»), М. В. Марков («Экспе-

риментальные методы в геоботанике и их значение в разработке проблемы повышения урожайности полевых культур») и И. В. Ларин («Природные сенокосы и пастбища и их значение в кормовом балансе СССР»).

На всех этих симпозиумах было 86 кратких выступлений, в большинстве случаев носивших характер содокладов (Гордеева, 1964).[1]

Съезд принял резолюцию «Об очередных задачах ботаники в Советском Союзе», в которой намечена большая программа работ по развитию ботанической науки в нашей стране, в области систематики и географии (высшие и низшие растения), геоботаники и экологии, физиологии растений, ботанического ресурсоведения, ботанического изучения культурных растений, охраны природы и пр. В число необходимых мероприятий включены совещания и симпозиумы по отдельным вопросам ботаники, предложения по изданию новых специализированных журналов («Растительные ресурсы»,[2] «Микология», «Альгология») и пр.

Этот съезд и особенно его резолюция сыграли большую роль в развитии нашей науки. Так, например, в содержании «Резолюции сессии научного совета по проблеме „Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира", посвященной очередным задачам систематики растений и основным направлениям работ по проблеме на пятилетие 1966—1970 гг.» (1965 г.) развиваются те положения, которые приняты на III Съезде ВБО.

На этих трех делегатских съездах ВБО, помимо научных докладов, были также заслушаны и обсуждены отчетные доклады ученого секретаря Общества о деятельности ВБО за ряд лет и протоколы Ревизионной комиссии ВБО. По этим отчетным докладам также выносились постановления, утверждающие отчеты и содержащие те или иные предложения по улучшению работы Общества.

В организации всех делегатских съездов ВБО очень большую руководящую роль сыграл президент Общества В. Н. Сукачев, а также ученые секретари ВБО В. Б. Сочава, Б. А. Тихомиров (I и II съезды ВБО и делегатское совещание) и О. В. Заленский (III съезд ВБО).

6. Ботанический журнал — печатный орган ВБО

С 50-летним юбилеем ВБО совпадает и 50-летие его печатного органа — «Ботанического журнала».

В 1916 г. вышел первый том этого журнала, состоявший из двух сдвоенных выпусков (№№ 1—2 и 3—4); то же было в 1917 г. В трудные 1918—1924 гг. выходило только по одному выпуску в год; журнал в этот период превратился в ежегодник. В 1925—1930 гг. выходило по 4 номера в год, обычно сдвоенных, с 1931 по 1955 г. — по 6 выпусков[3] и, наконец, с 1956 г. и по настоящее время — по 12 выпусков в год. Журнал регулярно выходил даже в суровые годы войны 1941—1945 гг.

В первые годы журнал выходил под руководством редакционного комитета в составе И. П. Бородина (главный редактор), Н. А. Буша, В. Л. Комарова, С. П. Костычева и В. Н. Сукачева. В последующие годы состав редколлегии неоднократно менялся. Главным редактором журнала сначала был И. П. Бородин (до 1929 г.), затем В. Л. Комаров, с 1946 г. — В. Н. Сукачев, а с 1959 г. — В. Ф. Купревич.

Журнал сначала назывался «Журнал Русского Ботанического общества при Академии наук», с 1929 по 1931 г. — «Журнал Русского Ботанического общества», с 1932 по 1947 г. — «Ботанический журнал СССР» и с 1948 г. — «Ботанический журнал». В 30-е годы и в первой половине 40-х годов на титуле журнала не было указания о том, что он является органом Общества, но он оставался таковым: его главным редактором в это время был президент Общества В. Л. Комаров, а на страницах журнала

[1] В настоящее время находятся в печати 2 тома трудов этого съезда.
[2] Этот журнал издается в Ленинградском отделении издательства «Наука» с 1965 г.
[3] В 1941 г. вышел только 1-й и 2—3-й выпуски.

публиковались материалы о деятельности Общества. С 1946 г. на титуле журнала всегда указывается его принадлежность Обществу.

Журнал с самого начала был задуман как периодический орган широкого профиля, публикующий научные работы и иные материалы по всем разделам ботаники. С первого тома структура журнала была довольно сложной: 1) оригинальные статьи, 2) флористические заметки (не во всех выпусках), 3) обзоры, 4) рефераты, 5) обозрения иностранных журналов (не во всех выпусках), 6) библиография, 7) хроника, 8) личные известия (сведения о различных ботаниках), 9) приложения. В последующие годы структура журнала в той или иной мере упрощалась. Современная структура журнала напоминает его структуру первых лет, но, конечно, она более сложна в связи с увеличением его объема. Так, в 49 томе (1964 г.) в журнале существовали такие разделы: 1) оригинальные статьи, 2) в помощь народному хозяйству, 3) методика ботанических исследований, 4) краткие сообщения, 5) обзорные статьи, 6) критика и библиография, 7) история науки, 8) потери науки (некрологи), 9) юбилеи и даты, 10) ботанические путешествия, 11) ботанические конгрессы, 12) наука за рубежом, 13) хроника, 14) во Всесоюзном ботаническом обществе.

За 50 лет в журнале опубликовано огромное количество оригинальных научных статей, часто имеющих очень большое значение в развитии нашей ботанической науки, заметок с изложением интересных наблюдений, обзоров, рефератов, биографических сведений о научной деятельности крупных ученых-ботаников (обычно с приложением библиографии их научных трудов), хроникальных сообщений и т. д. В журнале публиковали свои работы как крупные ученые, так и молодые начинающие ботаники. В целом журнал довольно полно отражал научную жизнь в области ботаники в нашей стране.

Д. В. Лебедев и С. Ю. Липшиц (1956) опубликовали полный библиографический справочник к первым 40 томам «Ботанического журнала», облегчающий пользование им. В следующем году будет опубликован аналогичный справочник к последним десяти томам (41—50) этого журнала.

В журнале нередко печатались дискуссионные статьи по разным вопросам ботаники. В 1952 г. был организован и просуществовал до 1958 г. особый раздел, в котором публиковались дискуссионные статьи по ряду важнейших общебиологических проблем. Эту дискуссию проводила редколлегия журнала под общим руководством его главного редактора В. Н. Сукачева. Остановимся вкратце на этой дискуссии, сыгравшей значительную роль в развитии нашей биологической науки.

В 1952 г. в «Ботаническом журнале» был введен новый раздел — «Дискуссии». В нем с 1952 по 1958 г. опубликовано 82 статьи (включая редакционные обзоры писем читателей по поводу дискуссировавшихся вопросов и редакционные итоговые статьи по этим же вопросам, а также иные выступления редакции по существу дискуссии). Число статей в дискуссионном разделе нашего журнала по отдельным годам таково: 1952 г. — 9; 1953 г. — 25; 1954 г. — 16; 1955 г. — 10; 1956 г. — 7; 1957 г. — 7; 1958 г. — 8. В 1958 г. дискуссия прекратилась и с этого года соответствующий раздел выпал из структуры журнала; о причинах этого будет сказано далее.

В дискуссионном разделе журнала были затронуты разные проблемы и вопросы, но основное внимание было уделено проблеме вида и видообразования, которой посвящено 43 статьи (из них 4 редакционных и 2 редакционных заметки), т. е. немного больше половины всех статей, опубликованных в разделе дискуссий.

Дискуссия по вопросам видообразования возникла в связи с появлением статьи Т. Д. Лысенко «Новое в науке о биологическом виде» (1952 г.). В этой статье Лысенко теория видообразования Ч. Дарвина подвергается резкой критике: она обвиняется в «сплошной постепеновщине», «плоском эволюционизме», «мальтузианстве», отрицается положение Дарвина о том, что разновидность есть начинающийся вид, утверждается отсутствие внут-

ривидовой борьбы за существование, которую признавал Дарвин, и т. д. Возникновение видов или их «порождение» происходит, по Лысенко, путем зарождения в теле одного вида зачатков тела другого вида под влиянием изменений условий среды; при этом один и тот же вид растения может порождать разные близкие виды, впрочем иногда принадлежащие к другим родам (например, пшеница может порождать рожь и пр.). Все примеры, которые приводит Лысенко, касаются «порождения» уже существующих видов. Вот эта антидарвиновская концепция Лысенко, которая по своим формулировкам напоминает натурфилософские трактаты XVIII века, а по приводимым примерам «порождения» одних ныне существующих видов другими, также ныне существующими видами, сходна с аналогичными «примерами» средневековых летописцев, и подверглась критике на страницах «Ботанического журнала».

В 1952 г. в нашем журнале были опубликованы первые 2 статьи по вопросам видообразования в связи с концепцией Лысенко — Н. Д. Иванова и Н. В. Турбина. В этих статьях содержалась довольно резкая критика, в основном с позиций дарвинизма, взглядов Лысенко. В 1952—1957 гг. в разделе «Дискуссии» нашего журнала опубликовали свои статьи по проблеме вида и видообразования следующие исследователи: П. А. Баранов, Е. В. Бобко, В. П. Бочанцев и С. Ю. Липшиц, В. Н. Васильев (2 статьи), И. Т. Васильченко, М. П. Виноградов и Т. В. Виноградова, В. И. Грубов, Н. Д. Иванов (2 статьи), М. М. Ильин, Н. С. Камышев, М. Э. Кирпичников, М. М. Кислюк, Н. В. Ковалев, Б. М. Козо-Полянский, Е. Н. Кондратюк, Н. И. Косец, М. В. Куликов, Е. М. Лавренко, О. Б. Лепешинская, Т. Д. Лысенко, Л. В. Михайлова, Н. В. Павлов, Д. Ф. Петров, Л. Ф. Правдин и В. И. Некрасов, А. А. Рухкян, А. И. Северова, А. М. Семенова-Тян-Шанская, П. Н. Тальман, А. Л. Тахтаджян, А. И. Толмачев, Н. В. Турбин, С. С. Хохлов, М. К. Хохряков, Б. К. Шишкин, Р. Н. Шляков и А. А. Яценко-Хмелевский.

Большая часть этих авторов всесторонне и критически проанализировала указанную статью Лысенко и некоторые работы его сторонников, показала недостоверность приводимого им «фактического» материала и отвергла его теорию «порождения» видов. Из критических статей особенно большой интерес представляют работы П. А. Баранова (1953 г.), Б. М. Козо-Полянского (1953 г.) и А. Л. Тахтаджяна (1957 г.).

Редакция журнала предлагала принять участие в дискуссии самому Т. Д. Лысенко, однако он предложил опубликовать в журнале его вышеупомянутую статью, уже многократно печатавшуюся, что редакция «Ботанического журнала» и сделала. Немногие из вышеупомянутых авторов, принявших участие в этой дискуссии на страницах «Ботанического журнала», поддерживали взгляды Лысенко: М. П. Виноградов и Т. В. Виноградова, М. М. Кислюк, О. Б. Лепешинская и Л. В. Михайлова.

Редакция «Ботанического журнала» получила большое число статей, а также писем, связанных с дискуссией по проблеме вида и видообразования, которые она не смогла полностью напечатать в журнале. Поэтому в последнем было опубликовано 2 обзора (1954, 1955 гг.) этих статей и писем, составленных в основном Д. В. Лебедевым. Кроме того, редакция дважды публиковала общие обзоры дисскуссии по проблеме вида и видообразования (1954, 1955 гг.). Эти обзоры охватывают не только статьи и заметки, помещенные в «Ботаническом журнале», но и опубликованные в других журналах и сборниках. Дело в том, что дискуссия по виду и видообразованию, начавшаяся на страницах нашего журнала, стимулировала появление статей на эту тему во многих других журналах и иных изданиях. В одном из обзоров намечена общая программа дальнейшей разработки этой проблемы.

Помимо обсуждения проблемы вида и видообразования в более узком смысле, в дискуссии на страницах нашего журнала было уделено специальное внимание также вопросу о внутривидовых взаимоотношениях в связи с тем, что Т. Д. Лысенко в указанной статье и других своих публикациях отрицал существование внутривидовой борьбы за существование (конкуренции), признавая только межвидовую борьбу. Следует указать, что многие из упомянутых выше авторов, принимавших участие в дискуссии по вопросам вида и видообразования, также затрагивали в той или иной мере в своих статьях и вопрос о внутривидовых взаимоотношениях.

Специальная дискуссия по этому вопросу открылась большой статьей В. Н. Сукачева «О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений» (Бот. журн., 1, 1953), в которой с большой убедительностью было показано, что как в многовидовых, так и одновидовых сочетаниях растений «между ними наблюдаются взаимоотношения как полезные, так и вредные, которые. . . условно можно назвать взаимопомощью и взаимной конкуренцией».

Далее в этой дискуссии на страницах нашего журнала приняли участие следующие авторы: В. К. Веткасов, К. М. Завадский (2 статьи), В. Г. Карпов, В. И. Рубцов, В. И. Свинарев (2 статьи), А. М. Якшина и А. Г. Гаель. Все эти исследователи высказались за существование внутривидовой борьбы (конкуренции), т. е. против концепции Лысенко. Эти авторы изучали внутривидовые взаимоотношения преимущественно в условиях эксперимента как среди древесных, так и травянистых растений. В большинстве этих статей опубликован новый фактический материал по этому вопросу. Следует отметить значительный интерес статьи К. М. Завадского «Перенаселение и его роль в эволюции» (1957 г.).

В некоторых работах обсуждался вопрос о фитогормонах в связи с проблемой физиологии развития растений — в посмертной статье Н. Г. Холодного «В защиту учения о гормонах растений» (1954 г.), а также в работе М. Н. Моисеевой (1956 г.). Эти авторы убедительно критиковали взгляды А. А. Авакяна и других, отрицавших большую роль фитогормонов в жизни растений.

В статьях А. Р. Жебрака (1956 г.) и Ю. М. Оленова (1956 г.) рассматривался вопрос о так называемых вегетативных гибридах. Жебрак отрицал возможность получения гибридов с помощью прививок.

В своей интересной статье «Об основных понятиях генетики» В. Л. Рыжков (1956 г.) указал на необходимость учитывать при обсуждении общетеоретических положений генетики уровень организации живых тел.

Отметим также, что в одной из статей К. М. Завадского (1957 г.), опубликованной в дискуссионном разделе нашего журнала, весьма основательно критиковалась постановка преподавания дарвинизма в высшей школе (в том числе в Московском университете). Эта критика в широких кругах биологов возобновилась в текущем году.

В дискуссионном разделе нашего журнала в 1952—1958 гг. публиковались статьи и по другим спорным вопросам ботанической науки, например по проблеме филогении растений, преимущественно покрытосемянных (статьи А. Я. Ваги, М. М. Ильина, М. Г. Попова, А. Л. Тахтаджяна, А. А. Яценко-Хмелевского), по некоторым вопросам геоботаники (статьи Г. М. Зозулина, Л. Г. Раменского, В. В. Ревердатто, В. Б. Сочавы и др.) и пр.

Дискуссия в «Ботаническом журнале» затронула не только теоретические, но и многие практические вопросы, преимущественно сельского хозяйства. Так, например, в нашем журнале были опубликованы статьи о значении полиплоидности для селекции растений (Баранов, 1954 г.; Баранов и Лебедев, 1955 г.), о проблеме гибридной кукурузы (статья П. А. Баранова, Н. П. Дубинина и М. И. Хаджинова, 1955 г.). В последней статье справедливо указывалось на огромное значение для практики сельского хозяйства двойных межлинейных гибридов кукурузы. Значение и полиплоидии, и инцухта в селекции перекрестноопылителей отрицалось Лысенко и его сторонниками. Однако в настоящее время двойные межлинейные гибриды кукурузы широко применяются на полях Советского Союза.

Ряд статей посвящен вопросу, имеющему и теоретическое и практическое значение, о превращении озимых злаков в яровые и наоборот (статьи В. А. Борковской, И. Ф. Лященко, В. И. Свинарева, В. В. Скрипчинского).

В 8-м выпуске нашего журнала за 1958 г. была опубликована итоговая редакционная статья «О некоторых проблемах советской биологии (по поводу статьи Т. Д. Лысенко «За материализм в биологии»)», в которой подверглись критике теоретические положения Лысенко по общим вопросам биологии, а также некоторые его практические рекомендации в области сельского хозяйства. После появления этой статьи редколлегия «Ботанического журнала» была распущена и заменена в 1959 г. другой. В 1965 г. все ботаники, состоявшие в редколлегии «Ботанического журнала» 1958 г., снова были введены в ее состав.

7. Издания Всесоюзного ботанического общества

Помимо «Ботанического журнала», ВБО, начиная с 1950 г., издает серию трудов под общим названием «Проблемы ботаники». Инициатором этого издания явился в свое время ученый секретарь Общества В. Б. Сочава. Как отмечено в предисловии к первому тому, основная задача непериодических сборников, объединяемых титульным наименованием «Проблемы ботаники», — «подвергать обсуждению актуальные вопросы современной ботаники и освещать значительные успехи советской науки в области изучения растительного мира». Опубликованные 7 томов этой серии в той или иной мере выполняют эту задачу. Каждый том составлен из нескольких работ, в большинстве случаев посвященных более или менее близким вопросам или во всяком случае относящихся к определенному разделу ботанической науки. Первый том (1950 г.) по своей тематике носит несколько сборный характер; второй том (1955 г.) посвящен культурным растениям; третий (1958 г.) — вопросам филогенетической систематики и эволюционной морфологии растений, обсуждавшимся на III Всесоюзном совещании (в Ленинграде) по филогении растений в декабре 1955 г.; четвертый том (1959 г.) — палинологии и палеонтологии (третичным и верхнемеловым флорам СССР); пятый (1960 г.) — вопросам изучения флоры и растительности высокогорий, обсуждавшимся на I Всесоюзном совещании по проблемам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий в феврале 1958 г. в Ленинграде; шестой (1962 г.), посвященный президенту ВБО акад. В. Н. Сукачеву в связи с его 80-летием, — различным вопросам истории флоры и растительности, биогеоценологии, фитоценологии и экологии растений; седьмой (1965 г.) — работам по биологии и физиологии растений в условиях высокогорий, доложенным на II Всесоюзном совещании по проблемам изучения и освоения флоры и растительности высокогорий в конце июня—начале июля 1961 г. в Тбилиси.

В свое время вышли в свет 2 мемориальных сборника научных работ, изданные РБО и ВБО: «Юбилейный сборник, посвященный И. П. Бородину, к 80-летию со дня рождения» (1927 г.) и «Академику В. Н. Сукачеву, к 75-летию со дня рождения» (1956 г.). Оба сборника посвящены двум выдающимся деятелям нашего Общества.

Общество издавало также тезисы докладов, зачитанных на всесоюзных съездах ботаников и делегатских съездах ВБО. Так, опубликованы: «Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г., созванного Русским Ботаническим обществом при Российской Академии Наук» (5 выпусков, 1921 г.), «Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 г.» (1926 г.), «Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г.» (1928 г.), «Тезисы докладов Делегатского совещания Всесоюзного ботанического общества, посвященного обсуждению задач советских ботаников в осуществлении плана преобразования природы» (4 выпуска, 1951 г.), «Тезисы докладов Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества (май 1957 г.)» (9 выпусков, 1957, 1958 гг.).

В настоящее время публикуются 2 тома трудов III Делегатского съезда ВБО («Проблемы современной ботаники»).

Опубликовано также 2 тома докладов советских ботаников на VIII Международном ботаническом конгрессе в 1954 г. в Париже — «Вопросы ботаники — Essais de botanique» (I, II, 1954 г.); в этом издании каждая работа дана на русском и французском языках.

Общество издало целый ряд сборников работ и методических пособий по физиологии растений. Упомянем сначала 4 сборника работ по физиологии растений: «Итоги и перспективы исследований развития растений» (1959 г.); «Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений» (материалы коллоквиума молодых физиологов растений, созванного в Ленинграде 30 января—2 февраля 1959 г. Секцией физиологии и биохимии растений ВБО) (1959 г.), «Проблемы экологии и физиологии лесных растений» (I, 1963 г.; II, 1964 г.).[1] Методические пособия: Н. А. Гусев «Некоторые методы исследования водного режима растений» (1960 г.), «Методика количественной бумажной хроматографии сахаров, органических кислот и аминокислот у растений» (сборник статей, 1962 г.), Г. Н. Никулина «Обзор методов колориметрического определения фосфора по образованию «молибденовой сини»» (1965 г.). Опубликована также работа М. Х. Чайлахяна «Основные закономерности онтогенеза высших растений» (1958 г.).

Упомянем также опубликованную ВБО монографию В. И. Грубова «Опыт ботанико-географического районирования Центральной Азии» (1959 г.) и обзор В. Б. Сочавы «Всесоюзное ботаническое общество в период между 1 и 2 съездами делегатов Общества (1950—1957 гг.)» (1957 г.).

Общество издало 3 адресных книги: «Адресная книга ботаников СССР» (составитель А. Е. Жадовский, 1929 г.), «Адресная книга членов ВБО» (редакторы Д. В. Лебедев и С. Ю. Липшиц, 1958 г.), «Адресная книга палинологов Советского Союза» (составители Л. А. Куприянова и Л. А. Алешина, 1961 г.).

Как видно из этого, издательская деятельность ВБО особенно оживилась в 50-х и 60-х годах.

Многие отделения ВБО также публиковали различные сборники, записки и иные ботанические издания, которые довольно многочисленны.

В одном из ближайших выпусков «Ботанического журнала» будет опубликован полный список изданий ВБО, как его центральной организации в Ленинграде, так и всех отделений. Здесь упомянем только о двух изданиях одного из старейших отделений — Томского отделения ВБО. Замечательная «Флора Западной Сибири» П. Н. Крылова (12 томов, 1927—1964 гг.), как это отмечено на титульном листе 1-го тома, является изданием Томского отделения Русского ботанического общества; на титульном листе 12-го (дополнительного) тома указываются 2 учреждения — Томский государственный университет им. В. В. Куйбышева и Томское отделение ВБО. Наше Общество может гордиться этим монументальным произведением, одной из лучших региональных «Флор», опубликованных в нашей стране.

С Томским отделением ВБО (ранее РБО) связано и издание «Систематических заметок по материалам Гербария Томского университета». Это издание выходило с некоторыми перерывами, начиная с 1928 г. и до последнего времени. В этих «Систематических заметках» опубликовано большое количество описаний новых видов, главным образом из пределов Сибири.

Существует мнение, что в настоящее время научные общества не играют существенной роли в развитии науки в связи с наличием большого числа научно-исследовательских учреждений, проблемных научных советов и пр. Все вышесказанное о деятельности ВБО говорит о противоположном.

[1] «Проблемы экологии и физиологии лесных растений» содержат доклады на ежегодных чтениях, организуемых ВБО и Ленинградской лесотехнической академией им. С. М. Кирова; редактором сборников является А. А. Яценко-Хмелевский.

Нет сомнений, что ВБО не только содействовало объединению ботаников нашей страны и взаимной информации его членов о проводимой ими научно-исследовательской работе, но и сыграло в нашей стране большую координирующую роль в области ботаники.

Информация о научной работе членов Общества и обсуждение результатов их научных исследований происходит не только на съездах, конференциях и симпозиумах, созываемых Обществом или его отделениями, но и на общих собраниях Общества, а также на заседаниях его секций и комиссий. Существенно отметить, что все научные собрания Общества дают возможность рассматривать те или иные научные или научно-организационные вопросы очень широко, не ограничиваясь ведомственными рамками. Очень велика роль общих собраний Общества, где обычно ставятся доклады, представляющие интерес для широких кругов ботаников, и в их обсуждении могут принять участие ученые, работающие в различных разделах ботанической науки.

Обсуждение многих дискуссионных научных вопросов легче и наиболее продуктивно проводить в научных обществах, на их заседаниях и на страницах их печатных органов. Примером этого может служить дискуссия по общебиологическим вопросам (проблема вида и закономерности видообразования, внутривидовые и межвидовые взаимоотношения и пр.), проведенная в 1952—1958 гг. на страницах «Ботанического журнала» — печатного органа ВБО, и отчасти на заседаниях, созывавшихся последним. Эта дискуссия несомненно сыграла большую положительную роль в развитии биологической науки в нашей стране.

На протяжении своей деятельности ВБО провело значительную работу по планированию и координации научных исследований в области ботаники в нашей стране.

Выше уже отмечалось, что на заре деятельности Общества такая роль в значительной мере осуществлялась его двумя постоянными комиссиями — Флористической комиссией и Комиссией по стационарному изучению растительности России. Известную организующую роль сыграли и всесоюзные съезды ботаников, проведенные Обществом в 20-х годах. Но особенно велика планирующая и координирующая роль делегатских съездов ВБО, созванных Обществом в 1957 и 1963 гг. Эти съезды начинались обстоятельными докладами президента Общества об основных задачах ботанической науки в нашей стране, а резолюции этих съездов являются программой действий в области ботаники. Об этом говорят даже названия этих резолюций — «О состоянии и перспективах развития ботаники в Советском Союзе» (1957 г.) и «Об очередных задачах ботаники в Советском Союзе» (1963 г.).

Нет сомнений, что и в дальнейшем ВБО будет всемерно содействовать развитию ботанической науки в связи с задачами строительства коммунизма в Советском Союзе.

ЛИТЕРАТУРА [1]

Бахтеев Ф. Х. (1958). О состоянии преподавания ботаники в средней школе. Бот. журн., 1. — Белоконь И. П. (1957). Украинское ботаническое общество. Бот. журн., 8. — Б(ородин) И. (1924). Первый Всероссийский съезд русских ботаников. Журн. Русск. бот. общ., 7 (1922). — Буш Н. А. (1927). Всесоюзный съезд ботаников 1926 г. Журн. Русск. Бот. общ., 3—4 (1926). — Буш Н. А. (1941). Отчет о деятельности Гос. ботанического общества с 1915 по 1934 г. Бот. журн. СССР, 2—3. — Гордеева Т. К. (1964). На Третьем съезде Всесоюзного ботанического общества. Бот. журн., 2. — Козо-Полянский Б. М. (1951). Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений. Тез. докл. Делегатск. совещ. Всес. бот. общ. (28 I—1 II 1951), 4. — Корчагин А. А. (1957). Второй делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества. Бот. журн., 9. — Лавренко Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1. — Лебедев Д. В. и С. Ю. Липшиц. (1956). Библиографический справочник по «Ботаническому журналу», тома I—XL. 1916—1955 г. Бот. журн., 12. — Нейштадт М., Н. Хотинский. (1965). Совещание по современным путям и методам изучения болот. Изв. АН СССР, сер. геогр., 3. — Сочава В. Б. (1947). Краткий обзор деятельности Всероссийского ботанического общества за 30 лет (1916—1946). Бот. журн. СССР, 2. — Сочава В. (1950). Съезд делегатов Всесоюзного ботанического общества 29—30 января 1950 г. Бот. журн., 4. — Сочава В. (1951). Совещание делегатов Всесоюзного ботанического общества, посвященное обсуждению задач советских ботаников в осуществлении великого Сталинского плана преобразования природы. Бот. журн., 3. — Сочава В. Б. (1957). Всесоюзное ботаническое общество в период между I и II съездами делегатов общества (1950—1957). Доклад II съезду делегатов Всесоюзного ботанического общества (9—17 мая 1957 г.). Л. — Сукачев В. Н. (1957). Главнейшие очередные задачи ботаники в СССР. Бот. журн., 11. — Сукачев В. Н., В. Б. Сочава. (1950). О предстоящем IV всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., 6.— Сукачев В. Н. и Ал. А. Федоров. (1964). Роль современной ботаники в строительстве коммунистического общества и в повышении уровня сельского хозяйства и медицины в СССР и главнейшие задачи, стоящие перед ней. Бот. журн., 2. — Тихомиров Б. А. (1957). Второй делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (Ленинград, май 1957). Изв. АН СССР, серия биологическая, 6.— Шенников А. П. (1941). Отчет Государственного ботанического общества с 1934 по 1940 г. Бот. журн. СССР, 2—3. — Годичное собрание в Москве Русского ботанического общества в 1916 г. (1917). Журн. Русск. бот. общ., I, 3—4 (1916). — Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (9—15 мая 1957 г.). Доклады зарубежных ученых (1958), Л. — Делегатский съезд Всесоюзного ботанического общества (май 1957 г.). Тез. докл. I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII. (1957—1958), Л. — Дневник 1-го Всероссийского съезда русских ботаников в Петрограде в 1921 г., созванного Русским ботаническим обществом при Российской Академии наук (1921). Под ред. Б. Л. Исаченко, П. — Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Москве в январе 1926 года. (1926). Под ред. Е. Е. Успенского, М. — Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 года. (1928). Под ред. И. П. Бородина и Н. А. Буша, Л. — Об очередных задачах ботаники в Советском Союзе. (Резолюция III съезда Всесоюзного ботанического общества). (1964). Бот. журн., 2. — О работе Всесоюзного ботанического общества за 1950—1957 гг. (Резолюция II Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества по отчетному докладу ученого секретаря Совета ВБО В. Б. Сочавы). (1957). Бот. журн., 11. — О состоянии и перспективах развития ботаники в Советском Союзе (Резолюция II Делегатского съезда ВБО по докладу акад. В. Н. Сукачева). (1957). Бот. журн., 11. — Правила постоянной Флористической комиссии. (1917). Журн. Русск. бот. общ., I, 3—4, приложение (1916). — Протоколы заседаний (2, 3, 4, 5-го) Постоянной флористической комиссии Русского ботанического общества. (1918). Журн. РБО, II, 1—2 (1917). — Протоколы заседаний Съезда представителей русских ботанических учреждений, созванного при Имп. Акад. наук 20 и 21 декабря 1915 г. (1916). Журн. РБО, I, 1—2. — Резолюция по докладу Ф. Х. Бахтеева «О состоянии преподавания ботаники в средней школе» (1958). Бот. журн., 1. — Резолюция Сессии, посвященной очередным задачам систематики растений и основным направлениям работ по проблеме на пятилетие 1966—1970 гг. (1965). Бюро Отд. общ. биолог. АН СССР, Научн. совет по пробл. «Биолог. основы рац. использ., преобразов. и охраны растит. мира», Л. — Тезисы докладов Делегатского совещания Всесоюзного ботанического общества (28 января—1 февраля 1951). (1951). Выпуски 1, 2, 3, 4. М.—Л. — Циркуляр Киевского общества естествоиспытателей (1916). Журн. РБО, I, 1—2.

[1] Сначала цитируются авторизованные работы, а затем официальные материалы общества, а также «дневники» ботанических съездов, тезисы докладов на съездах и пр. Работы, полностью названные (с указанием источников) в тексте статьи, в большинстве случаев в список цитированной литературы не включены.

СПИСОК ОТДЕЛЕНИЙ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА
(по состоянию на 1 июня 1965 г.).

№ п/п	Наименование отделения	Год основания	Адрес
	Центральная организация ВБО	1915	Ленинград, П-22, ул. проф. Попова, 2.
	РСФСР		
1	Амурское отделение ВБО	1964	Благовещенск-на-Амуре, 15, пединститут, каф. ботаники.
2	Башкирское » »	1964	г. Уфа, 25, ул. Фрунзе, 32, Башкирский университет, каф. ботаники.
3	Бурятское » »	1965	г. Улан-Удэ, пединститут, каф. ботаники.
4	Воронежское » »	1921—1957	г. Воронеж, пр. Революции, 24, университет.
5	Горьковское » »	1962	г. Горький, Арзамасское шоссе, 17, университет, каф. ботаники.
6	Дагестанское » »	1958	г. Махачкала, университет, каф. ботаники.
7	Дальневосточное » »	1956	г. Владивосток, 22, пр. Столетия Владивостока, 159.
8	Иркутское » »	1957	г. Иркутск, ул. Ленина, 5, Восточно-Сибирский биологический институт.
9	Казанское » »	1921—1959	г. Казань, университет, каф. ботаники.
10	Карельское » »	1962	г. Петрозаводск, ул. Калинина, 4, Институт биологии.
11	Кировское » »	1963	г. Киров (областной), Октябрьский пр., 131, сельскохозяйственный институт.
12	Кольское » »	1963	г. Кировск Мурманской обл., Полярно-Альпийский ботанический сад.
13	Красноярское » »	1961	г. Красноярск, ул. Мира, 53, Институт леса и древесины.
14	Куйбышевское » »	1948	г. Куйбышев, ул. Горького, 65/67, пединститут, каф. ботаники.
15	Московское » »	1920	г. Москва, Ботаническая ул., 4, Главный ботанический сад.
16	Новосибирское » »	1948	г. Новосибирск, 99, ул. Советская, 20, комн. 409. Центральный Сибирский ботанический сад.
17	Пермское » »	1921—1947	г. Пермь, ул. Генкеля, 7, университет, каф. систематики и морфологии растений.
18	Ростовское » »	1953	г. Ростов-на-Дону, университет, каф. систематики растений.
19	Свердловское » »	1950	г. Свердловск, ул. 8 Марта, 202, Институт биологии.
20	Ставропольское » »	1957	г. Ставрополь-Кавказский, п/я 22, Ботанический сад.
21	Томское » »	1917	г. Томск, университет, Гербарий им. Крылова.
22	Харьковское [1] » »	1950	г. Харьков, 77, пл. Дзержинского, университет, 4-й корпус, биофак, лаб. микологии.
23	Центрально-Кавказское »	1961	г. Орджоникидзе, ул. К. Маркса, 24, пединститут, каф. ботаники.
24	Чувашское » »	1955	г. Чебоксары, сельскохозяйственный институт.
25	Юго-Восточное (Саратовское) »	1921	г. Саратов, университет, каф. ботаники.

[1] См. примечание на стр. 1221.

№ п/п	Наименование отделения	Год основания	Адрес
26	Якутское » »	1957	г. Якутск, ул. Петровского, 36, Якутский филиал АН СССР.
27	Ярославское » »	1955	г. Ярославль, Республиканская, 108, пединститут им. Ушинского.
1	Азербайджанское отделение ВБО 1) г. Баку	1925	г. Баку, Институт ботаники АН АзССР.
	2) г. Кировабад	1951	г. Кировабад, сельскохозяйственный институт, каф. ботаники.
2	Армянское отделение ВБО	1939—1958	г. Ереван, Ботанический институт АН АрмССР.
3	Белорусское » »	1951	г. Минск, Академическая ул., 27.
4	Грузинское ботаническое общество	1921—1958	г. Тбилиси, Коджорское шоссе, Институт ботаники АН ГрузССР.
5	Казахское отделение ВБО	1948	г. Алма-Ата, ул. Кирова, 103, Институт ботаники АН КазССР.
6	Киргизское » »	1962	г. Фрунзе, Институт ботаники АН Киргизской ССР.
7	Латвийское » »	1952	г. Рига, ул. Мейстеру, 10, Институт биологии АН Латвийской ССР.
8	Литовское ботаническое общество	1950—1964	г. Вильнюс, ул. К. Пожелос, 48, Институт биологии АН Литовской ССР.
9	Молдавское отделение ВБО	1951	г. Кишинев, ул. Ленина, 1, Ботанический сад.
10	Таджикское » »	1964	г. Душанбе, 12, ул. Лохути, 6, Ботанический институт АН ТаджССР.
11	Туркменское » »	1958	г. Ашхабад, пр. Свободы, 81, Институт ботаники АН ТуркмССР.
12	Узбекское » »	1921	г. Ташкент, университет, каф. дарвинизма.
13	Украинское ботаническое общество	1925	г. Киев, 4, ул. Репина, 4, Институт ботаники АН УССР.
14	Эстонское отделение ВБО	1958	г. Тарту, ул. Мичурина, 40.

Всесоюзное
ботаническое общество,
Ленинград.

УДК 581.55 : 512.31 (—04)

В. Д. Александрова

К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ ФИТОЦЕНОЗОВ В РАСТИТЕЛЬНОМ КОНТИНУУМЕ

С 4 рисунками

(Получено 29 III 1965)

Учение о непрерывности растительного покрова возникло в 10-х и 20-х годах нашего столетия в противовес господствовавшей в геоботанике тенденции обращать внимание в первую очередь на целостность и дискретность фитоценотических единиц. Такая тенденция получила наиболее яркое выражение в работах Клементса в Америке и Браун-Бланке в Западной Европе. Клементс (Clements, 1904, 1916, 1928, 1936 и др.; Weaver a. Clements, 1938; Clements a. Shelford, 1939; Clements, Martin a. Long, 1950, и др.) создал учение, рассматривающее растительное сообщество как организм, и, придавая этой идее большое значение, широко ее пропагандировал. Он говорил: «Не оставляет сомнений, что для смотрящего вперед биолога эта концепция является „сезам откройся“ для новой перспективы научной мысли, истинной magna carta для будущего процесса» (Clements a. Shelford, 1939 : 24). Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1921, 1928б, 1932, 1951 и др.) развил систему классификации растительности, основывающуюся на далеко идущей аналогии с систематикой растений. Основная единица — ассоциация — трактуется им как единица, подобная виду в систематике; она устанавливается на основании изучения отдельных конкретных участков, называемых «индивидуумами ассоциаций». Школой Браун-Бланке строится иерархическая система классификации, описываемые ассоциации имеют зафиксированные названия, которые им даются в соответствии с определенными правилами и снабжаются фамилией описавшего их автора; публикуются списки описанных ассоциаций; обсуждаются вопросы приоритета и т. д.

В русской, а затем в советской геоботанике ни уподобление растительного сообщества организму, ни трактовка конкретного участка растительного покрова в качестве «индивидуума» ассоциации не нашли последователей (см. Алехин, 1936 : 310; Сукачев, 1954 : 296—300, и др.), но вообще идея целостности и дискретности единиц растительности принимается как нечто само собой разумеющееся; она лежит в основе наиболее употребительных полевых методик и принятой в советской геоботанике классификации растительности в виде иерархической системы таксонов.

Однако уже в 10-х годах нашего столетия был высказан совершенно другой взгляд на природу растительного покрова. Этот взгляд, рассматривающий растительность как явление непрерывное, в котором дискретные единицы могут быть выделены только условно, искусственно и поэтому не должны рассматриваться как естественные единицы, был высказан почти одновременно и независимо друг от друга Л. Г. Раменским в России (Раменский, 1910, 1915, 1918, 1924, 1938, 1952 и др.), Негри в Италии (Negri, 1914, 1927, 1954), Глизоном в Америке (Gleason, 1917, 1926, 1939), Леноблем (Lenoble, 1926, 1928) и Фурнье (Fournier, 1927) во Франции.

Идеи эти в 20-х годах вызвали резкий отпор со стороны последователей школ Клементса и Браун-Бланке (Tansley, 1920; Allorge, 1927; Pavillard, 1928; Braun-Blanquet, 1928a; Weaver a Clements, 1929 : 315; Nichols, 1929). Однако беспристрастного обсуждения, конструктивного разбора этих взглядов произведено не было. Заметку Браун-Бланке, посвященную критике Ленобля, Уиттекер (Whittaker, 1962 : 82) называет «примером того, как не надо обсуждать научные вопросы». Глизон пишет, что его взгляды были в то время высмеяны (Gleason, 1953). В дальнейшем до 40—50-х годов эти идеи почти не обсуждались; учение о непрерывности растительного покрова погрузилось в то время, по словам Макинтоша (McIntosh, 1958), в состояние «спячки».

В те же годы не были вовлечены в основное русло разработки теории советской геоботаники и взгляды Л. Г. Раменского. Вместе с тем в отличие от своих зарубежных единомышленников, высказывания которых носили несколько отвлеченный характер, Раменский развил концепцию, обоснованную огромным фактическим материалом и детально разработанными им объективными методами исследования растительности. Свои взгляды он высказал впервые в декабре 1909 г. в докладе, сделанном им на XII съезде естествоиспытателей и врачей. Уже тогда основные положения были им сформулированы четко и убедительно. Затем он их развил в целом ряде работ (Раменский, 1915, 1918, 1924, 1938, 1952 и др.), не получивших, однако, того отклика, которого они, несомненно, заслуживали. Исследования Д. А. Герасимова (1928), высказавшего солидарность со взглядами Раменского на основании изучения количественными методами растительности верховых болот, также не привлекли достаточного внимания. Близкие в некоторых отношениях к идеям Раменского взгляды ряда исследователей, рассматривавших растительное сообщество как систему подвижного равновесия (Еленкин, 1921; Ильинский, 1921, и др.), были подвергнуты в 30-х годах односторонней критике и в дальнейшем тоже не обсуждались в советской геоботанической литературе.

Однако в конце 40-х и в 50-х годах концепция непрерывности растительного покрова снова привлекает внимание ученых. Особенно бурная вспышка интереса к этим идеям имела место в Америке. Там появилось очень большое количество работ, в которых обсуждается теоретическое обоснование представлений о непрерывности растительного покрова и предлагается целый ряд новых методов его исследования, исходящих из этих теоретических предпосылок (Cottam a. Curtis, 1949, 1955, 1956; Curtis a. McIntosh, 1950, 1951; Whittaker, 1951, 1953, 1956, 1960, 1962 и др.; Brown a. Curtis, 1952; Curtis, 1955, 1959; McIntosh, 1958; Maycock a. Curtis, 1960, и др.). Такого же направления работы появились в Англии (Poore, 1956, 1963), в Австралии (Goodall, 1953, 1954, 1963), в Италии (Negri, 1954). В Советском Союзе появился ряд публикаций, в которых обсуждается концепция непрерывности растительного покрова (Понятовская, 1959; Работнов, 1963; Александрова, 1964; Трасс, 1965) и разрабатывается это направление (Василевич, 1962, 1963). Знаменательно также повышение в нашей стране и за рубежом интереса к работам Раменского, не только к его методам, но и к теоретическим воззрениям.

Учение о непрерывности растительного покрова опирается на индивидуалистическую концепцию (Раменский, 1910, 1924; Gleason, 1917, 1926, 1939; Negri, 1954; см. также Whittaker, 1962 : 78—82), которая основывается на двух тезисах: на экологической индивидуальности видов и на непрерывности изменений факторов среды. Говоря словами Раменского, «параллельно пространственному или временному изменению внешних условий так же плавно и непрерывно сменяется растительный покров. При этом кривая распределения каждого растения индивидуальна» (1915 : 49). «Растительный покров — явление непрерывное; он плавно изменяется при пространственной или временной смене условий. . . Он и должен изучаться как непрерывный объект» (1918 : 91). Рис. 1 иллюстрирует эти положения, высказанные Раменским.

Нарисованная Раменским картина непрерывного растительного покрова получила в американской геоботанической литературе название растительный континуум (vegetative continuum). Действительно, как это можно видеть хотя бы из анализа рис. 1, изменения, наблюдающиеся в растительности при постепенном изменении какого-либо фактора среды, например влажности, удовлетворяют определению континуума, поскольку между любыми двумя сочетаниями видовых популяций, соответствующими разным значениям влажности, будет всегда находиться комбинация популяций, промежуточная по своему составу. В данном случае мы имеем пространственный (или топографический — Василевич, 1962) растительный континуум. При изменении растительности во времени (при сукцессиях) наблюдается временной растительный континуум.[1]

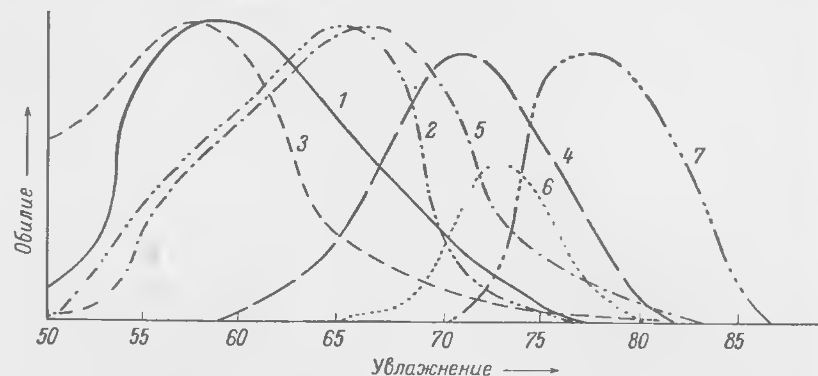


Рис. 1. Зависимость обилия видов от степени увлажнения, иллюстрирующая экологическую индивидуальность видов и непрерывность изменения их сочетаний в связи с изменением среды (по Л. Г. Раменскому, 1938).

1 — Trifolium repens; 2 — Deschampsia caespitosa; 3 — Festuca rubra; 4 — Alopecurus geniculatus; 5 — Ranunculus acer; 6 — R. flammula; 7 — Carex vesicaria.

Эти свойства растительного покрова привели некоторых, наиболее крайних сторонников индивидуалистической концепции к идее условности, искусственности выделения фитоценозов в природе. Такого взгляда придерживался Раменский в своих наиболее ранних работах, где он говорил, что попытки определить границы между фитоценозами — «совершенно праздное занятие» (Раменский, 1924). Столь же крайнюю точку зрения высказывал Негри. По его словам, «хотя агрегации растительных индивидуумов и представляют важные аспекты растительности. . . эмпирические наблюдения и логика исключают иную интерпретацию, кроме интерпретации на основании факторов местообитания и аутэкологии видов» (Negri, 1954 : 642). Отрицая фитоценозы, Негри считает основной единицей растительного покрова экоид — одно растение с его средой. Другой вариант того же подхода к вопросу был предложен В. С. Ипатовым (1963), считающим единицей растительного покрова «ценоячейку» — одно растение в совокупности с другими растениями, находящимися с ним в отношении взаимовлияния.

Крайнюю точку зрения в этом вопросе высказывали также Кертис (Curtis, 1955), Билс и Коттем (Beals a. Cottamm, 1960), ранний Уиттекер (Whittaker, 1953, 1956). По их мнению, хотя растительный покров и может быть разделен на сообщества, но самым разнообразным образом, в зависимости от того, какие градиенты среды принимать во внимание и что брать за начало отсчета. С их позиций, фитоценозов как естественных единиц растительности не существует; как следствие не может быть создана и их естественная классификация. Вопрос этот до сих пор является дискуссионным; недавно он вновь был подвергнут пересмотру Гудоллом (Goodall, 1963 : 308—310).

[1] О таксономическом растительном континууме будет сказано ниже.

Однако изучение растительного покрова показывает, что в нем могут быть выделены участки относительно однотипные по составу, структуре, амплитуде сезонных и погодичных флюктуаций, характеру связи со средой, нормам продуктивности и балансу вещества и энергии. Выделение в растительном покрове таких участков не противоречит его непрерывности, потому что эти участки за весьма редкими исключениями связаны между собой непрерывными переходами. Переходная полоса может быть то более, то менее широкой, но, как правило, она значительно у́же по сравнению с размерами самих участков. Таким образом, растительный покров представляет собой не равномерно изменяющийся в пространстве континуум, а континуум неоднородный, состоящий из мозаики относительно однотипных участков (фитоценозов в смысле Гамса [1] и Сукачева, «участков ассоциации» Алехина, «Индивидуумов ассоциации» Braun-Blanquet, stands авторов стран английского языка), разделенных то более узкими («крутыми»), то более плавными и постепенными переходами. Такая картина сложения растительного покрова подчеркивалась в работах Дю-Рие (Du-Rietz, 1921, 1922), В. Н. Сукачева (1928), А. А. Ниценко (1948), Эрендорфера (Ehrendorfer, 1954), Пура (Poore, 1956), Б. А. Быкова (1957), Добенмайера (Daubenmire, 1960), Калела (Kalela, 1960) и др. Варьирует не только ширина переходной полосы или, что то же — степень крутизны перехода (по выражению Добенмайера), но и форма перехода, который как показал А. А. Ниценко (1948), а в последнее время также К. М. Порк (1964), может быть или резким, или диффузным, или каемчатым, или мозаично-островным.

Важно отметить, что однотипность этих участков не означает их непременную гомогенность, как это часто считают. Фитоценозы не гомогенного, а гетерогенного сложения, с более или менее выраженными признаками мозаичности встречаются в природе несомненно чаще, чем фитоценозы гомогенные, где все компоненты равномерно распределены на площади ценоза. Мозаичность в структуре свойственна фитоценозам различных зон (см., например, Лавренко, 1952; Сукачев, 1957; Миняев, 1963, и др.). Черчилл и Хэнсон (Churchill a. Hanson, 1958) пришли к выводу, что сложность мозаичной структуры арктической растительности не препятствует выделению в Арктике фитоценотических единиц — сообществ — по своей природе неоднородных, но отличающихся на известном протяжении однотипностью мозаичной структуры. Гетерогенность структуры, мозаичность, обычно свойственную сообществам в той или иной мере, подчеркивает П. Д. Ярошенко (1961 : 111).

Степень «крутизны» перехода от одного относительно однотипного участка к другому зависит прежде всего от различий в среде: чем резче разница в среде, тем резче переход (например, при контактировании двух различных по составу и структуре горных пород). Второй причиной служит способность к изменению среды самими растениями, благодаря чему в большинстве случаев граница между сообществами бывает сильнее выражена по сравнению с теми различиями, которые наблюдаются в факторах «внешней» [2] среды (Gleason, 1917; Сукачев, 1928; Ниценко, 1948; Whittaker, 1953, 1962; Poore, 1956; Быков, 1957; Goodall, 1963, и др.). Хорошим примером является контакт между лесными и степными фитоценозами на южной границе леса. Резкие границы зачастую появляются благодаря воздействию человека (делянки вырубок в лесу и пр.). Однако «крутизне» перехода от одного однотипного участка к другому может способствовать еще одна естественная причина — наличие переломных пунктов в изменении прямодействующих экологических режимов, которые могут быть и при плавном изменении факторов «внешней» среды.

[1] Гамс (Gams, 1918) наряду с синузиями, которые он рассматривал как основные, синэкологические, единицы растительности, различал «топографически» обусловленные единицы, которые он называл фитоценозами, представляющие собой участки растительного покрова, выделяемые по характеру местообитания и отличающиеся определенным сочетанием синузий.

[2] Под «внешней» средой мы подразумеваем энтопий Л. Г. Раменского (1938) или экотоп (местоположение) А. П. Шенникова (1964).

Приведу следующий пример. Изучение влияния снежного покрова на растительность на Новосибирских островах (73° с. ш.) показало (Александрова, 1961, 1962), что в местах, где снег имеет глубину 5—12 см и не более 15 см (вершины увалов, окраины термокарстовых впадин, окраины крутых берегов рек и моря и т. д.) и где рано появляются проталины, развита полигональная тундра с преобладанием подушковидных форм разнотравья (*Potentilla emarginata*, *Papaver polare*, *P. lapponicum*, *Draba pseudopilosa* и др.) и мхов (*Hylocomium alaskanum*, *Polytrichum alpinum*, *Rhacomitrium canescens* и др.) с примесью лишайников, из которых преобладает *Thamnolia vermicularis*; покрытие всей растительностью 30—45%. В местах же со снегом глубиной от 12—15 до 30—40 см, где в предвесенний сезон проталин нет и снег сходит только при наступлении положительных температур, развита кочковато-пятнистая тундра с преобладанием *Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula confusa*; из мхов характерны *Hylocomium alaskanum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Ditrichum flexicaule*, *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium turgidum*, *Bartramia ithyphylla*; из лишайников типична *Cetraria crispa*; покрытие всей растительностью 60—65%. Эти два типа сообществ различаются не только составом и структурой (надземной и подземной), физиономией, размерами и динамикой микрогруппировок на пятнах и полосок дернины между ними, но также продуктивностью и фенологическими аспектами. Различия касаются и других компонентов биогеоценозов: микрорельефа и его динамики, глубины мерзлоты, почвы, животного населения (в тундре второго типа живут лемминги, в тундре первого типа они отсутствуют) и т. д. Все эти различия тесно связаны с разницей в экологических режимах этих местообитаний, складывающихся в зимний и предвесенний период. Обусловлены же они особенностями проникновения через снег солнечной радиации.

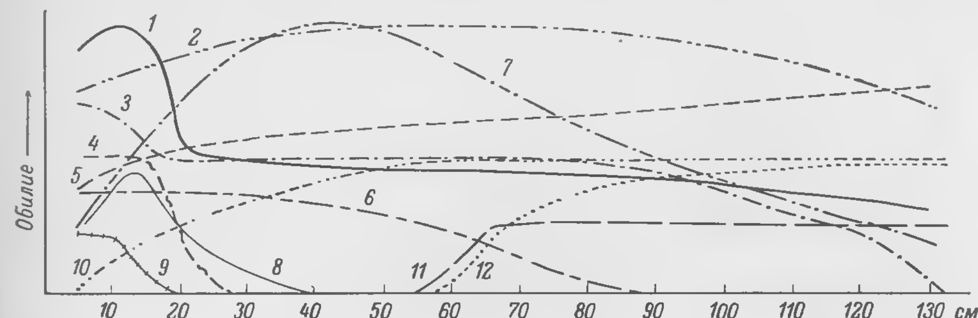
Как показали наблюдения (Thams, 1938; Калитин, 1939, 1940; Кузьмин, 1947, 1957; Сулаквелидзе, 1953; Львович, 1956; Лебедева и Минаева, 1960, и др.), через сухой, старый (т. е. перекристаллизовавшийся) предвесенний снег глубиной 5 см проходит 32—45% суммарной радиации (рис. 2, *3*, *4*); с увеличением глубины это количество быстро падает: слой снега 10 см пропускает уже только 16—20% радиации, 12 см — 10—18%, 15 см — 4—8%, 20 см — 2—5%. Мокрый снег, смоченный талой водой, задерживает радиацию почти полностью (98% суммарной радиации) уже в 10-сантиметровом слое. На Новосибирских островах в мае при глубине снега не более 12 см солнечная радиация нагревает подстилающую поверхность выше точки таяния льда еще при отрицательных температурах воздуха, вызывая образование снежных парничков и проталин задолго, по крайней мере за месяц до того, как начнет освобождаться от снега остальная поверхность тундры. При глубине снега больше 12—13 см этого эффекта уже не наблюдается.

Мы видим, что хотя глубина снежного покрова меняется непрерывно и очень плавно от вершины холма к низине (рис. 2), но его проницаемость для солнечной радиации имеет переломную точку, в данном случае при глубине снега между 12 и 13 см. Ясно, что глубина снежного покрова только в том случае отразит ее действительное экологическое значение, если она будет рассматриваться не как таковая, но будучи *взвешена* той ролью, какую она играет в создании прямодействующих экологических режимов. Взвешенные значения глубины снежного покрова примут вид ступенчатой функции (рис. 3) с перегибом при глубине снега между 12 и 13 см.[1]

Ступенчатый характер взвешенной функции хорошо объясняет наличие относительно однотипных участков в пространственном растительном континууме, разделенных относительно крутыми переходами. В данном

[1] Значения глубины снежного покрова взвешивались нами при построении графика путем умножения на температуру подстилающей поверхности под снегом в дневные часы в последние числа мая. В данном случае нами принят во внимание только знак полученного произведения, так как именно эта разница и явилась существенной для различий в прямодействующих экологических режимах.

случае на том участке, где снег имеет глубину меньше 13 см, создаются в предвесенний период сравнительно однотипные экологические условия; здесь разница между 5 и 10 или между 8 и 12 см глубины не создает существенных различий в экологическом режиме. Так же и в области, где снег глубже 13 см и примерно до 40 см (при глубине больше 40 см нужно уже взвешивать значения глубины снега по степени сокращения периода вегетации, который будет иметь свои переломные точки), создается относительно однотипный экологический режим; та же разница в глубине, равная 5 см, например между 20 и 25 см, не обусловливает никаких существенных отличий. Зато на границе этих двух областей разница в 5 см



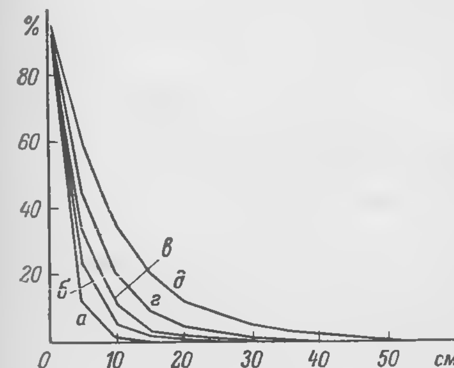


Рис. 2. Зависимость обилия видов от глубины снежного покрова (по Александровой, 1961) и степень проникновения через последний солнечной радиации (по Кузьмину, 1957).

По оси абсцисс — глубина снежного покрова (в см), *по оси ординат* — степень проникновения через снег солнечной радиации для снега с коэффициентом прозрачности: *а* — 0.65, *б* — 0.75, *в* — 0.80, *г* — 0.85, *д* — 0.90. *1* — *Potentilla emarginata*; *2* — *Alopecurus alpinus*; *3* — *Papaver polare*; *4* — *Draba pohlei*; *5* — *Ranunculus nivalis*; *6* — *Cerastium bialynickii*; *7* — *Salix polaris*; *8* — *Deschampsia brevifolia*; *9* — *Androsace triflora*; *10* — *Juncus biglumis*; *11* — *Phippsia algida*; *12* — *Ranunculus pygmaeus*.

между снегом глубиной 10 и 15 см имеет исключительно большое значение: в этом небольшом интервале меняется обусловленный глубиной снега непосредственно действующий на растения экологический режим. У этой демаркационной линии и проходит граница между охарактеризованными выше двумя типами сообществ. Граница эта не обрывиста, она имеет характер плавного перехода, что обусловлено, во-первых, экологической индивидуальностью видов по отношению к фактору снежного режима (на рис. 2 видно, что в данном конкретном экологическом ряду нет двух видов, одинаковых по отношению к фактору глубины снега) и, во-вторых, — вариациями глубины снежного покрова как в пространстве, так и во времени — из года в год.

Можно выразить уверенность, что не только рассмотренный в данном случае фактор снежного покрова, но любой фактор среды должен рассматриваться не сам по себе, но будучи взвешен той ролью, которую он играет в создании прямодействующих экологических режимов («физиологически действующих режимов» Раменского). При этом должны иметь значение такие физиологически обусловленные переломные точки, как например точки, связанные с влажностью завядания, с критическими концентрациями солей в почвенном растворе и тому подобные.

Таким образом, наличие в растительном континууме однотипных участков, связанных друг с другом относительно крутыми переходами, вы-

звано следующими естественными причинами, которые могут действовать порознь или вместе: 1) крутыми перепадами во «внешней» среде. 2) средообразующим влиянием доминирующих видов и 3) переломными точками в изменении прямодействующих экологических режимов. Универсальность этих причин объясняет, почему наличие относительно однотипных участков характерно для растительного покрова любой местности, несмотря на экологическую индивидуальность видов.

Из этого вытекает очень важный вывод, указывающий на ошибку в исходных рассуждениях сторонников индивидуалистической концепции, на которые опирается учение о растительном континууме. Как уже говорилось, эта концепция базируется на двух пунктах: 1) экологическая индивидуальность видов и 2) непрерывность изменений среды. Первый из этих пунктов правилен, но второй по существу своему неверен, поскольку факторы среды должны рассматриваться не как таковые, а будучи взвешены той ролью, которую они играют в создании прямодействующих экологических режимов. При этом, как мы видели, и при плавном изменении факторов внешней среды непосредственно действующие экологические режимы могут иметь переломные точки.

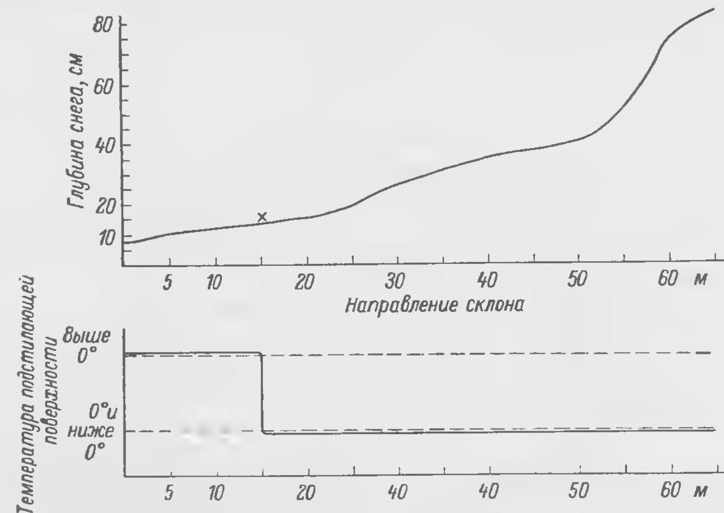


Рис. 3. Изменение экологической роли снежного покрова в связи с прохождением через снег солнечной радиации на о. Б. Ляховском (по Александровой, 1961).

Встает вопрос, могут ли такие относительно однотипные участки рассматриваться как естественные единицы растительного покрова?

Анализ этой проблемы показывает, что на такой вопрос следует ответить положительно.

Однотипность растительного покрова обусловливает однотипность взаимодействия данного фитоценоза со средой, отличную от взаимодействия со средой другого фитоценоза. Важно, что со средой взаимодействуют не только отдельные растения, но и ценоз как целое. Таково объединенное влияние древесного полога на микроклимат в лесу, объединенное влияние растений на почву, поскольку опад с разных особей смешивается, так же как и продукты его разложения; корни разных особей в почве заходят друг за друга. Миграция веществ, совершающаяся через почву, в том числе веществ, выходящих из сообщества в сток жидкий и твердый, а также покидающих его через трофические цепи, через распространение зачатков и другими путями также относится к фитоценозу в целом. В каждом из однотипных участков растительного покрова создаются особые стации для животных, поскольку в каждом из них возникают особые защитные и кормовые условия, что приводит к особому сочетанию представителей фауны в каждом фитоценозе.

Так, например, по данным Г. А. Новикова (1959), в вековом, никогда не рубившемся дубовом лесу на р. Ворскле гнездится 42 вида птиц, и плотность их населения достигает 30—35 пар (иногда больше) на 1 га; характерно преобладание дуплогнездников и птиц, строящих массивные гнезда в кронах вековых деревьев, среди них серая цапля, подорлик, орел-карлик Aquila pennata Gm., орел-могильник A. heliacea Sav. и др. В большом количестве встречаются разнообразные мелкие птицы: горлица, иволга, соловей и пр. Обильны также млекопитающие. Много летучих мышей, особенно рыжих вечерниц Nyctalus noctula Schr. В дуплах селятся также сони, желтогорлые мыши, куницы, белки. Постоянно приходят кормиться барсук, лисица и другие хищники. В разреженном дубовом лесу паркового типа, встречающемся в том же лесном массиве на р. Ворскле, где растут те же вековые дубы *Quercus pedunculata*, но не образующие сомкнутого полога, гнездится всего 17 видов при плотности населения 9 пар на га. Отсутствует большое количество видов, гнездящихся в многоярусной сомкнутой дубраве, и имеются виды, несвойственные сомкнутым дубравам (сойка и некоторые другие). В целом набор фауны и весь комплекс ее влияния на растительность и почву совершенно другой, по сравнению с сомкнутой дубравой. Совершенно отчетливые, хотя и не столь разительные отличия в фауне наблюдаются, по данным того же автора, между разными типами сомкнутых дубрав в том же лесном массиве.

Продуктивность фитоценоза также сохраняет определенную однотипность в известных пределах, характеризуя его в целом. Фитоценоз на занимаемой им площади однотипно изменяет заселяемый им субстрат. При длительном воздействии он создает особую разность почв. Климаксовые сообщества приобретают свойства саморегулирования и самовозобновляемости.

Мы видим, что однотипность является не формальным, а существенным свойством фитоценоза.

Из нарисованной здесь картины, между прочим, вытекает, насколько важен комплексный подход при выделении фитоценозов в природе. При этом в характеристику их однотипности обязательно должны входить признаки их структуры, жизненность и форма роста их компонентов, так как они имеют огромное значение в функционировании фитоценоза как целого, в характере взаимодействия его со средой.

Таким образом, мы вправе сделать вывод, что относительно однотипные участки растительного покрова (фитоценозы в смысле Гамса и Сукачева) могут рассматриваться как естественные единицы растительности и поэтому служить объектом изучения и классификации.

Следует, однако, заметить, что на первом же этапе классификации фитоценозов, т. е. при объединении сходных фитоценозов в ассоциации, мы вновь сталкиваемся в той или иной мере с явлением непрерывности, называемым таксономическим континуумом (Василевич, 1962). Таксономический континуум мы получаем, когда описания пробных площадей не группируются в дискретные ассоциации, а образуют непрерывный ряд варьирования, так что между любыми двумя описаниями всегда найдется промежуточное по своим признакам.

Однако таксономический континуум, так же как континуум пространственный, не является однородным, как показывает анализ, проведенный с помощью объективных методов исследования. Мы можем в этом убедиться, применив для изучения свойств таксономического континуума метод создания его абстрактной модели, предложенный сторонниками учения о непрерывности растительного покрова (Goodall, 1954, 1963 и др.; Василевич, 1962, 1963). Эта модель имеет вид многомерного пространства, где за оси координат принимаются те или иные признаки фитоценозов, а сами фитоценозы рассматриваются как точки в этом пространстве. В. И. Василевич (1962, 1963) в своих работах принимает за оси координат покрытия видов, составляющих фитоценозы. В такой многомерной модели каждый фитоценоз представлен точкой, координатами которой являются числа, обозначающие проективное покрытие (в процентах) видами,

слагающими фитоценоз. Расстояние между точками (фитоценозами) исчисляется по формуле

$$R = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2 + (z_1 - z_2)^2 + \ldots}, \qquad (1)$$

где x_1, y_1, z_1. . . — проективные покрытия видов в первом фитоценозе, x_2, y_2, z_2. . . — проективные покрытия этих же видов во втором фитоценозе.

Расстояние между точками в данной геометрической модели служит количественной мерой сходства между фитоценозами: чем меньше расстояние, тем более сходны между собой фитоценозы по их видовому составу и по одному из важнейших показателей структуры — проективному покрытию.

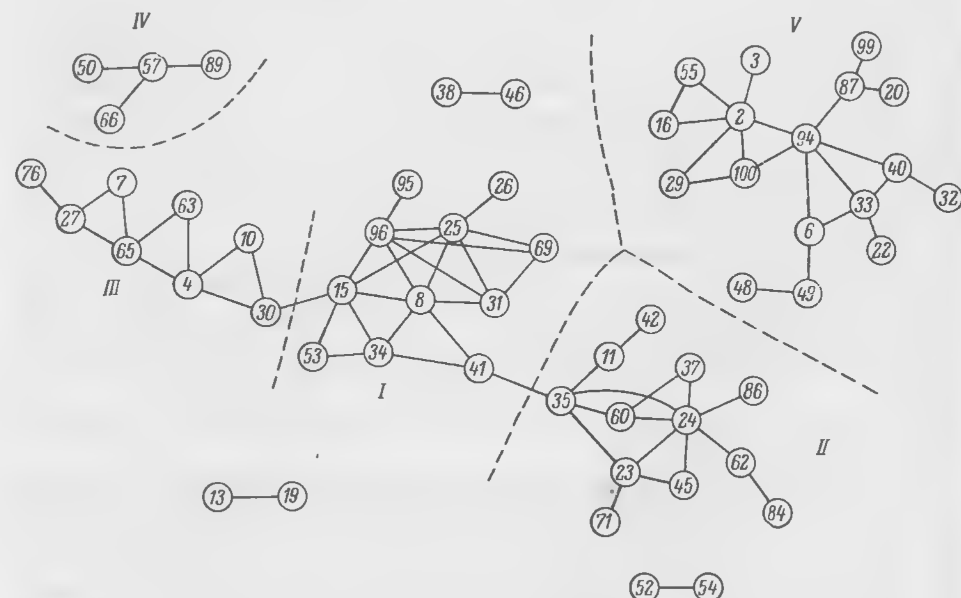


Рис. 4. Совокупность описаний хвойно-мелколиственных лесов Карельского перешейка, образующих таксономический континуум (по Василевичу).

Линией соединены описания (фитоценозы), отстоящие друг от друга менее чем на 25 единиц, вычисленных по формуле (1) (см. текст). *I—V* — номера групп. *Числа в кружках* — номера описаний. *Пунктиром* показана граница между группами. Группы («рои») могут рассматриваться как естественно выделившиеся типологические единицы изученных лесов.

В тех моделях, которые были построены по этому принципу (Василевич, 1963 и др.), точки, соответствующие фитоценозам, близко сходным между собой, образуют то более, то менее ясно выраженные скопления, между которыми располагаются точки, хотя и более редкие, но связывающие всю эту систему в единый континуум (рис. 4). Подобные скопления, полученные и другими авторами, сравниваются с облаками, роями (Goodall, 1963 и др.) или созвездиями (Poore, 1956), между которыми можно видеть более редко расположенные звезды.

Некоторые из сторонников учения о непрерывности растительного покрова утверждают, что если бы ассоциации были дискретными естественными единицами, то точки фитоценозов в многомерной геометрической модели образовали бы густые скопления или плотные шарики, разделенные пустыми промежутками. Так как на деле этого не происходит, то, по их мнению, естественно различающихся ассоциаций не существует, границы между «роями» точек в многомерной модели могут быть проведены лишь условно, искусственно, поскольку между ними имеются, хотя и более редкие, точки, занимающие промежуточное положение. Из этого делается вывод, что естественная классификация растительности невозможна и что подлинно научным может быть лишь то или иное упорядочение имеющихся описаний пробных участков, их ординация, примером чему может служить градиентный анализ Уиттекера (Whittaker, 1956, 1962).

Те, кто стоят на такой точке зрения, требуют от совокупности «роев» точек в многомерной модели таксономического континуума абсолютной дискретности. Однако это не обязательно. И при относительной дискретности мы имеем право говорить о естественно выделяющихся ассоциациях (Василевич, 1962, 1963; Goodall, 1963). Переходными же сообществами, если их достаточно мало по сравнению с сообществами, образующими «рои», мы имеем право пренебречь при классификации. Такой прием в принципе ничем не будет отличаться от любых математических выкладок, когда результат огрубляется в пределах допустимой точности.

Таким образом, подобно тому как наличие крутых, хотя и непрерывных переходов между однотипными фитоценозами в пространстве не может служить препятствием для признания их естественными единицами растительного покрова, так и наличие более редко расположенных точек между «роями» или «созвездиями» близко сходных между собой фитоценозов в абстрактной многомерной модели растительного континуума не препятствует тому, чтобы считать эти естественно группирующиеся «рои» классификационными единицами растительности.

Экологической основой классификации фитоценоза является то широко наблюдаемое в природе явление, что в пределах одной и той же флористической области или района, в сходных условиях местообитания при одинаковом комплексе внешних воздействий всегда наблюдаются сходные по своему составу и структуре фитоценозы. При этом климаксовые фитоценозы обнаруживают наиболее высокую степень сходства. Эта закономерность и дает возможность объединения сходных фитоценозов в определенные, естественно группирующиеся, экологически обусловленные типы фитоценозов, т. е. выделения «обобщенных ценозов» (Раменский, 1952) или ассоциаций.

Изложенные доводы позволяют высказать утверждение о возможности естественной классификации растительности.

Выводы

Взгляд на растительный покров как на континуум не противоречит выделению в нем участков относительно однотипных (по составу, структуре, амплитуде сезонных и погодичных флюктуаций, характеру связи со средой, нормам продуктивности и балансу вещества и энергии), связанных между собой непрерывными переходами. Их наличие объясняется следующими естественными причинами, которые могут действовать порознь или вместе: 1) крутыми перепадами различий во «внешней» среде, 2) средообразующим влиянием доминирующих видов и 3) переломными точками в изменении прямодействующих («физиологически действующих» — Раменский) режимов. Универсальность действия этих причин объясняет, почему наличие естественно выделяющихся относительно однотипных участков, разделенных сравнительно крутыми переходами, характерно для растительного покрова любой местности. Выделяемые таким образом участки — фитоценозы — должны рассматриваться как реально существующие в природе единицы растительности, могущие служить объектом изучения и классификации.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1961). Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре Якутии. Матер. по растит. Якутии. — Александрова В. Д. (1962). О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. Пробл. бот., VI. — Александрова В. Д. (1964). Проблема выделения фитоценозов в растительном континууме. Программа и тез. докл. научн. конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова, Тарту. — Алехин В. В. (1936). Растительность СССР в ее основных зонах. В кн.: Г. Вальтер и В. Алехин «Основы ботанической географии». — Бы-

ков Б. А. (1957). Геоботаника. — Василевич В. И. (1962). О количественной мере сходства между фитоценозами. Пробл. бот., 6. — Василевич В. И. (1963). Опыт морфологического анализа лугового континуума. Бот. журн., 11. — Герасимов Д. А. (1928). Материалы по изучению растительного покрова на верховом болоте. Тр. н.-и. Торф. инст., 1. — Еленкин А. А. (1921). Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. Изв. Главн. бот. сада, 20, 1. — Еленкин А. А. (1939). Несостоятельность «закона» подвижного равновесия и теории эквивалентогенеза. Сов. бот., 6—7. — Ильинский А. П. (1921). Опыт формирования подвижного равновесия в сообществах растений. Изв. Главн. бот. сада, 20, 2. — Ипатов В. С. (1963). О понятии фитоценоз. Рукопись. Кафедра геоботаники Лен. гос. унив. — Калитин Н. Н. (1939). Проникновение света сквозь снег. Пробл. Арктики, 3. — Калитин Н. Н. (1940). О методике изучения прозрачности снега для коротковолновой солнечной радиации. Пробл. Арктики, 4. — Кузьмин П. П. (1947). Поглощение солнечной энергии снежным покровом. Метеоролог. и гидролог., 5. — Кузьмин П. П. (1957). Физические свойства снежного покрова. — Лавренко Е. М. (1952). Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. БИНа, сер. III, Геоботаника, 8. — Лебедева И. М. и Е. Н. Минаева. (1960). Исследование проникновения солнечной радиации через снежный покров в связи с «парниковым эффектом» при снеготаянии. Изв. АН СССР, сер. геогр., 5. — Львович М. И. (1956). Парниковый эффект при снеготаянии. Изв. Всес. геогр. общ., 88, 6. — Миняев Н. А. (1963). Структура растительных ассоциаций. Растит. Крайн. Севера СССР и ее освоен., 4. — Ниценко А. А. (1948). К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. Бот. журн., 5. — Новиков Г. А. (1959). Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. — Понятовская В. М. (1959). О двух направлениях в фитоценологии. Бот. журн., 3. — Порк К. М. (1964). Характеристика границ фитоценозов пойменных лугов. Программа и тез. докл. научн. конф., посв. 100-летию со дня рожд. проф. Н. И. Кузнецова. Тарту. — Работнов Т. А. (1963). Опыт использования принципа непрерывности растительного покрова при изучении растительности штата Висконсин (США). Бюлл. МОИП, отд. биолог., 68, 4. — Раменский Л. Г. (1910). О сравнительном методе экологического изучения растительных сообществ. Дневн. XII съезда русск. естествоисп. и врачей, 4. — Раменский Л. Г. (1915). К вопросу о количественном учете травяного покрова. Матер. по организ. и культуре кормов. площ. Изд. Департ. землед., 12. — Раменский Л. Г. (1918). Исследование лугов Воронежской губернии. Матер. по ест.-истор. исслед. Воронежск. губ., I, 1. — Раменский Л. Г. (1924). Основные закономерности растительного покрова и их изучение. Вестн. опытн. дела. Воронеж. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Раменский Л. Г. (1952). О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Бот. журн., 2. — Сукачев В. Н. (1928). Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). 4-е изд. — Сукачев В. Н. (1954). Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. В сб.: Вопросы ботаники, 1. — Сукачев В. Н. (1957). Общие принципы и программа изучения типов леса. В сб.: Методические указания к изучению типов леса. — Сулаквелидзе Г. К. (1953). Альбедо снежного покрова. Тр. Инст. геофиз., XII, Тбилиси. — Трасс Х. Х. (1965). О дискретности и непрерывности растительного покрова. Рукопись. Тартуский гос. унив. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Allorge P. (1927). (Comments following Lenoble.). Soc. Bot. France, Bull. 73, цит. по: Whittaker (1962). — Beals E. W. a. G. Cottam. (1960). The forest vegetation of the Apostle Islands Wisconsin. Ecology, 41. — Braun-Blanquet J. (1921). Prinzipen einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. St. Gallische Naturwiss. Gesell. (1920—1921) 57, 2. — Braun-Blanquet J. (1928a). A propos d'associations végétales. Arch. Bot., 2, Bull. Mens., 4. — Braun-Blanquet J. (1928б—1951). Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 1-е изд. (1928), 2-е изд. (1951). — Braun-Blanquet J. (1932). Plant sociology, the study of plant communities. — Braun-Blanquet J. (1951). Pflanzensoziologisches Einheiten und ihre Klassifizierung. Vegetatio, 3. — Brown R. T. a. J. T. Curtis. (1952). The upland coniferhardwood forests of northern Wisconsin. Ecol. Monogr., 22. — Churchill E. a. H. Hanson. (1958). The concept of climax in arctic and alpine vegetation. Bot. Rev., 24, 2—3. — Clements F. E. (1904). The development and structure of vegetation. Bot. survey of Nebraska, 7. — Clements F. E. (1916). Plant succession. — Clements F. E. (1928). Plant succession and indicators. — Clements F. E. (1936). Nature and structure of the climax. J. Ecol., 24, 1. — Clements F., E. Martin, F. Long. (1950). Adaptation and origin in the plant world, I. — Clements F. E. a. V. E. Shelford. (1939). Bio-ecology. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1949). A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. Ecology, 30. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1955). Correction for various exclusion angles in the random pair method. Ecology, 36. — Cottam G. a. J. T. Curtis. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, 37. — Curtis J. T. (1955). A note on recent work dealing with the spatial distribution of plants. J. Ecol., 43. — Curtis J. T. (1959). The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. — Curtis J. T. a. R. P. McIntosh. (1950). The interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological charac-

ters. Ecology, 31. — Curtis J. T. a. R. P. McIntosh. (1951). An upland forest continuum in the prairie forest border, region of Wisconsin. Ecology, 32. — Daubenmire R. (1960). Some major problems in vegetation classification. Silva fennica, 105. — Du-Rietz G. E. (1921). Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Du-Rietz G. E. (1922). Die Grenzen der Assoziationen. Bot. Not., 2. — Ehrendorfer F. (1954). Gedanken zur Frage der Struktur und Anordnung der Lebensgemeinschaften. Angew. Pflanzensociologie, 1. — Fournier P. (1927). Qu'est-ce que l'association du hetre? Soc. Bot. France, Bull., 74. — Gams H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschrift Naturforsch. Gesellsch. in Zürich, 63. — Gleason H. A. (1917). The structure and development of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club., 47. — Gleason H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. Bull. Torrey Bot. Club, 53, 1. — Gleason H. A. (1939). The individualistic concept of the plant association. Amer. Midl. Natur., 21, 1. — Gleason H. A. (1953). Ecol. Soc. Amer., Bull., 34, цит. по: Whittaker, 1962. — Goodall D. W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I and II. Austr. J. Bot., 1. — Goodall D. W. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. Austr. J. Bot., 2. — Goodall D. W. (1963). The continuum and the individualistic association. Vegetatio, 11, 5—6. — Kalela A. (1960). Classification of the vegetation, especially of the forests, with particular reference to regional problems. Silva fennica, 105. — Lenoble F. (1926). À propos des associations végétale. Soc. Bot. France, Bull. 73. — Lenoble F. (1928). Associations végétales et espèces. Arch. Bot., 2, Bull. Mens., 1. — Maycock P. E. a. J. T. Curtis. (1960). The phytosociology of boreal conifer-hardwood forests of the Great Lakes region. Ecol. Monogr., 30. — McIntosh R. P. (1958). Plant communities. Science, 128, 3316. — Negri G. (1914). Le unità ecologiche fondamentali in fitogeografia. Atti R. Acad. Sci. Torino, 49. — Negri G. (1927). Recenti contributi alla concezione sinecologica dei consorzi vegetali. Nuovo Gior. Bot. Italiano, N. S., 34. — Negri G. (1954). Interpretazione individualistica del paesaggio vegetale. Nuovo Giorn. Bot. Ital., N. S., 61. — Nichols G. E. (1929). Plant associations and their classification. Proc. Intern. Congr. Plant Sci., Ithaca (1926), 1. — Pavillard J. (1928). Espèces et associations. Arch. Bot., 2, Bull. Mens., 4. — Poore M. E. D. (1956). The use of phytosociological methods in ecological investigations. IV. General discussion of phytosociological problems. J. Ecol., 44, 1. — Poore M. E. D. (1963). Problems in the classification of tropical rain forest. J. Trop. Geogr., 17, May. — Tansley A. G. (1920). The classification of vegetation and the concept of development. J. Ecol., 8. — Thams C. (1938). Über die Strahlungseigenschaften der Schneedecke. Gerlands Beitr. zur Geophysik, 53, 4. — Weaver J. E. a. F. E. Clements. (1929—1938). Plant ecology, 1-е изд. (1929), 2-е изд. (1938). — Whittaker R. H. (1951). A criticism of the plant association and climatic climax concepts. Northwest. Sci., 25. — Whittaker R. H. (1953). A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr., 23, 1. — Whittaker R. H. (1956). Vegetation of the Great Smooky mountains. Ecol. Monogr., 26, 1. — Whittaker R. H. (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr., 30, 3. — Whittaker R. H. (1962). Classification of natural communities. Bot. Rev., 28, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE PROBLEM OF DISTINGUISHING PHYTOCOENOSES IN A VEGETATIVE CONTINUUM

By V. D. Aleksandrova

SUMMARY

The continuum concept of vegetation is not incompatible with distinguishing, within the vegetational cover, of various stands relatively uniform in their species composition, structure, range of seasonal and annual fluctuations, character of their interrelations with the environment, standards of productivity and in the balance of matter and energy. These coenoses are connected with one another by continuous transitions.

The natural factors responsible for the existence of such coenoses, that may act jointly or separately, are as follows: abrupt changes of certain environmental conditions; the role of the dominant plant species in the formation of the environment; the turning-points in the action of certain directly acting ecological regimes. The areas thus distinguished (phytocoenoses in the sense of Hams and Sukachev) should be regarded as units of vegetation actually existing in nature and liable to investigation and to classification.

УДК 581.9 : 93/99 : 581.524 : 44 : 581.526.5

Е. М. Лавренко

О НЕКОТОРЫХ ОСНОВНЫХ ЗАДАЧАХ ИЗУЧЕНИЯ ГЕОГРАФИИ И ИСТОРИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА СУБАРИДНЫХ И АРИДНЫХ РАЙОНОВ СССР И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН [1]

(Получено 25 II 1965)

В работах советских ботаников в настоящее время вопросам географии растений, а отчасти и растительности уделяется мало внимания. Это же в значительной мере касается и вопросов истории флоры и растительности. Такое невнимание наших отечественных флористов к географии растений, а также к географии и истории флор объясняется тем, что они до сих пор всецело поглощены решением номенклатурных и отчасти инвентаризационных задач. Эта номенклатурная тенденция в развитии нашей флористики генетически связана с составлением многочисленных «Флор», в первую очередь «Флоры СССР». Составление «Флор» — дело крайне необходимое и, конечно, весьма полезное; решение при этом (а также при монографической обработке тех или иных таксонов) номенклатурных задач также необходимо; но нельзя ограничиваться этим и не уделять должного внимания вопросам географии и истории отдельных таксонов, целых флор и растительного покрова в целом.

К сожалению, такое невнимание к географии и истории таксонов и флор издавна было характерно для Отдела систематики и географии высших растений Ботанического института АН СССР (БИНа); только отдельные сотрудники этого отдела (М. М. Ильин, И. М. Крашенинников, В. И. Кречетович, С. А. Невский, П. Н. Овчинников) уделяли должное внимание этим вопросам. В настоящее время и в Отделе геоботаники БИНа недостаточно изучаются вопросы географии и истории растительности СССР и сопредельных стран.

В 20—30-х годах, а отчасти и позже география и история отдельных таксонов, флор и растительности (в целом) аридных (пустынных) и субаридных (степных) частей СССР и сопредельных стран довольно интенсивно разрабатывались: для степной области — Ю. Д. Клеоповым, И. М. Крашенинниковым, Б. М. Козо-Полянским, автором этих строк и еще некоторыми исследователями, для Казахстанско-среднеазиатской части пустынной области, включая горы, — М. Г. Поповым, Е. П. Коровиным, а также Н. Ф. Гончаровым, М. М. Ильиным, И. М. Крашенинниковым, М. В. Культиасовым, С. А. Невским, П. Н. Овчинниковым и рядом других ботаников, для кавказской части пустынной области, включая сухие горы, — А. А. Гроссгеймом, а также А. Л. Тахтаджяном, Ан. А. Федоровым и некоторыми другими. В настоящее время ко всем этим вопросам внимание ослаблено; особенно это касается ботаников и ботанических учреждений Средней Азии, Казахстана, Закавказья, а также Украины и южной части РСФСР.

Такое падение интереса к вопросам географии и истории таксонов и флор объясняется не только преобладавшими до сих пор номенклатурными и инвентаризационными тенденциями в развитии отечественной флористики и систематики. Здесь играют роль некоторые затруднения в применении к изучению географических закономерностей и истории отдельных таксонов и целых флор ряда методов, у нас до сих пор недостаточно используемых.

Этими методами являются следующие: точное картографирование ареалов видов и внутривидовых таксонов, эмбриологическое и кариологическое изучение видовых и внутривидовых таксонов и популяционный анализ последних. Задержка с применением большинства этих методов (кроме первого) в значительной мере связана с пагубной деятельностью некоторых догматически настроенных биологов, стоящих на позициях примитивного ламаркизма.

Остановимся вкратце на этих методах в связи с изучением географии и истории растительного покрова (т. е. флоры и растительности) субаридных и аридных районов СССР.

Упомянутые выше исследователи географии и истории растительного покрова степей, пустынь и сухих гор и характерных для соответствующих типов растительности таксонов или почти вовсе не оперировали с картами ареалов (как например М. Г. Попов), или ограничивались составлением примитивных карт с показом только общих абрисов ареалов тех или иных таксонов (большинство авторов). Исключением в этом отношении является А. А. Гроссгейм, который составил точные точечные карты ареалов в границах Кавказа для бóльшей части видов флоры последнего. Эти карты ареалов, как известно, опубликованы во втором издании его «Флоры Кавказа». Но они до сих пор не подвергались анализу ни самим Гроссгеймом, ни ныне работающими на Кавказе таксономистами, флористами и ботанико-географами.

В настоящее время необходимо составление точных — точечных карт ареалов видовых и внутривидовых таксонов. Эти карты имеют большую научную ценность и могут быть использованы для решения различных вопросов, а именно: 1) для каузального анализа ареалов путем установления коррелятивных связей между границами ареала и «полями» сгущения точек, с одной стороны, и климатическими, эдафическими, геологическими показателями и их рубежами, с другой; 2) для установления географических типов ареалов тех или иных таксонов; 3) для целей ботанико-географического районирования в тех случаях, когда изучаемый таксон является характерным или доминирующим видом в тех или иных ассоциациях или формациях, особенно имеющих зональное или поясное значение.

Ареалы видовых таксонов несомненно должны явиться одним из важнейших исходных материалов для ботанико-географического районирования, особенно при установлении границ подобластей, провинций и подпровинций, а также важным подсобным материалом при составлении типологических геоботанических карт.

Точные ареалы видов имеют и практическое значение: а) для планирования охраны флоры и б) для планирования эксплуатации того или иного вида, если последний имеет какое-либо утилитарное значение.

Весьма трудоемкая работа по составлению точных — точечных карт ареалов видовых таксонов может иметь научное значение только при выполнении двух условий: 1) точном определении исходного гербарного материала; 2) использовании всех имеющихся гербарных фондов для составления карты ареала данного вида.

Первое условие очень важно. Исследователь, собирающий материал для составления ареала того или иного вида, должен быть полностью в курсе всех таксономических вопросов, связанных с данным видом и близкими к нему видами; он должен, по существу, заново обработать соответствующий гербарный материал и критически отнестись к имеющимся в гербариях определениям, даже если они принадлежат монографам того или иного рода или семейства. Такое же критическое отношение необходимо и к литературным источникам. На картах следует особыми знаками отмечать местонахождения, основанные на изучении гербарного материала или на литературных данных.

[1] Доклад, зачитанный на заседании Комиссии по истории флоры и растительности СССР Всесоюзного ботанического общества 10 февраля 1965 г.

Охват всего имеющегося в различных гербариях материала также весьма важен.

Наиболее богатый в нашей стране гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР позволяет в большинстве случаев составить для видов, произрастающих в степной или пустынной областях СССР, точечные карты ареалов, дающие общее представление о распространении этих видов, но не информирующие о частоте их встречаемости в тех или иных частях их ареалов. Для того чтобы получить более полное представление об ареале вида и количественных его показателях (частота встречаемости на местности) необходимо использовать все имеющиеся в разных травохранилищах гербарные материалы и, конечно, достоверные литературные данные. В настоящее время, помимо Гербария БИНа, более или менее обширные материалы по высшим растениям, произрастающим в степной и пустынной областях СССР, хранятся в гербариях институтов ботаники Академий наук Украинской, Грузинской, Азербайджанской, Армянской, Казахской, Узбекской, Туркменской и Таджикской союзных республик; в гербариях Института биологии Уральского филиала АН СССР (г. Свердловск), Восточно-Сибирского биологического института АН СССР (г. Иркутск) и Биологического института АН Киргизской ССР; в гербариях ботанических садов АН Молдавской ССР, Сибирского отделения АН СССР (Центральный сибирский ботанический сад в Новосибирске), а также в гербариях университетов — Московского, Воронежского, Харьковского, Днепропетровского, Одесского, Ростовского, Саратовского, Казанского, Томского, Ташкентского и др. Особенно обширные материалы хранятся в гербариях Томского университета (гербарий им. П. Н. Крылова) и Ташкентского университета. Для более обычных видов растений с обширными ареалами использование материалов, хранящихся в этих многочисленных собраниях, — задача очень нелегкая, осуществимая, видимо, только на коллективных началах.

Что касается гербарных материалов по субаридным и аридным странам Центральной Азии, то, к счастью, Гербарий БИНа обладает наиболее богатым собранием. К сожалению, материал по флоре субаридных и аридных районов Передней и Малой Азии и Средиземноморья в гербарных хранилищах нашей страны беден; эти материалы нужно изучать в зарубежных гербариях или просить последние о присылке их.

Следует заметить, что в отношении точного картографирования ареалов растений мы, как известно, сильно отстали от многих зарубежных стран, а особенно от Англии и скандинавских стран.

В настоящее время без эмбриологического и кариологического изучения видовых и внутривидовых систематических единиц невозможны обоснованные суждения о становлении этих таксонов и о внутриродовой филогении.

К сожалению, дело с эмбриологическим и кариологическим изучением представителей природной флоры СССР, а в том числе и растений субаридных и аридных частей нашей страны, обстоит у нас плохо по причине, указанной выше. Не хватает ни кадров, ни соответствующих лабораторий как в ботанических научно-исследовательских институтах, так и на ботанических кафедрах университетов. Имеющиеся цитологические и эмбриологические лаборатории занимаются изучением преимущественно культурных объектов.

Научные советы Академии наук СССР по изучению флоры и растительности и по вопросам цитологии должны разработать мероприятия с целью скорейшего расширения эмбриологического и цитологического исследования представителей отечественной флоры.

Следует остановиться вкратце на вопросе о документации при эмбриологическом и кариологическом изучении представителей флоры СССР. Необходимо, чтобы эта работа всегда проводилась в тесном контакте эмбриологов и цитологов с таксономистами. Исходный материал должен быть точно (и ответственно) определен и в виде гербарного экземпляра (все растение целиком или его часть) храниться в соответствующем научном

учреждении как документальный материал. То же самое следует сказать и о постоянном микроскопическом препарате или препаратах, на которых изучался кариотип или эмбриогенез тех или иных видов или внутривидовых таксонов.

При изучении процессов видообразования в природе in statu nascendi должны применяться все известные методы так называемой биологической систематики, в первую очередь популяционный анализ внутривидовых единиц, с использованием математических (статистических) методов. Популяционный анализ не должен ограничиваться только морфологической (в том числе эмбриологической и цитологической) характеристикой изучаемых популяций; его необходимо сопровождать экологическим и фитоценологическим исследованием последних в природе, а также изучением изменчивости популяций в питомниках.

Существует ряд родовых или подродовых таксонов, где без подобных исследований не может быть более или менее точно установлен видовой и подвидовой состав. В качестве примера укажу на подрод *Seriphidium* рода *Artemisia*. В 1964 г. мне пришлось наблюдать по маршруту Семипалатинск—северо-восточное побережье оз. Балхаш постепенные переходы в месте контакта ареалов таксонов, обычно рассматриваемых как видовые, — *Artemisia gracilescens* → *A. semiarida* → *A. terrae-albae*. Эти «виды» буквально переливаются один в другой. Без наблюдений в природе разобраться в таксономии подобных циклов форм обычными методами музейной (гербарной) работы невозможно.

После этих общих замечаний перехожу к программе изучения географии и истории флоры и растительности степной и пустынной областей СССР и сопредельных стран.

Начну с вопросов статистики флоры интересующей нас территории. В настоящее время уже целиком закончена «Флора СССР» и ряд региональных флор (Западной Сибири, Средней Сибири, Грузии, Азербайджана, Туркмении, Узбекистана). Большинство из этих «Флор» охватывает целиком или частично субаридные и аридные территории. В большинстве изданий география видов расписана по природным районам. Было бы очень интересно подсчитать количество видов, произрастающих в каждом из этих природных районов. К сожалению, таких подсчетов пока никто не сделал. А эти данные пополнили бы пока скудные сведения о статистике флоры СССР в географическом аспекте. Напомню, что вскоре заканчивается публикация и некоторых других региональных флор, целиком или частично охватывающих субаридные или аридные территории: Украины, Киргизии и Казахстана. Крайне желательно использовать и эти издания для целей географической статистики флоры аридных и субаридных территорий.

Представляет большой интерес установление географической типологии видов и внутривидовых единиц по признакам их ареала, в ряде случаев и с учетом их фитоценотической приуроченности. Мы не имеем до сих пор единой системы такой типологии географических элементов флоры для интересующей нас территории, хотя эти данные необходимы для решения не только задач, касающихся географии флор, но и географии растительных сообществ. К сожалению, этими вопросами наши исследователи занимаются только попутно. Конечно, эта задача наиболее успешно может быть решена в тех случаях, когда составлены карты ареалов соответствующих видов растений. Однако не следует этого ждать; предварительную классификацию географических элементов флоры субаридных и аридных территорий можно составить и на учете достоверных литературных данных о распространении интересующих нас видов, содержащихся в компетентных «Флорах» и таксономических монографиях. Эта задача может решаться и для флоры той или иной территории в целом, и в отношении флористического состава тех или иных типов растительности, о чем будет сказано далее. Следует подчеркнуть, что разработка вопроса о географических элементах флоры тесно связана с проблемой ботанико-географического районирования.

Для понимания истории развития растительного населения и растительного покрова в целом чрезвычайно важны таксономические монографии в объеме родов, подродов или секций, виды которых характерны для типов растительности, имеющих широкое распространение на интересующей нас территории. Однако в этих монографиях следует в той или иной мере отойти от обычного шаблона подобных работ. Во-первых, в таких монографиях достаточное внимание должно быть уделено географии видов и внутривидовых единиц, надо составить точечные карты ареалов с охватом по возможности всего имеющегося гербарного и литературного материала. Каждый таксон должен быть достаточно полно, насколько позволяют имеющиеся данные, охарактеризован с точки зрения его экологии (связь со средой) и фитоценологии, а также в отношении его кариотипа и (желательно) особенностей эмбриогенеза. Только при наличии такой информации возможны достоверные суждения о внутриродовой системе, о внутриродовом филогенезе, о пространственной истории рода, о связях становления его видов с условиями среды и теми или иными типами растительности. Вероятно, подобные таксономические монографии должны создаваться коллективно.

Можно наметить несколько родов, подродов и секций родов, для которых в первую очередь необходимо создание подобных монографий, имея в виду решение вопросов географии и истории растительного покрова субаридных и аридных территорий Евразии: степи равнин и гор — *Stipa*, *Festuca* (подрод *Eufestuca* Griseb.), *Agropyron* s. str., *Helictotrichon*, *Cleistogenes*; пустыни равнин и гор — *Salsola* s. str. (особенно секции *Anchophyllum* Iljin, *Belanthera* Iljin), *Anabasis*, *Hammada*, *Haloxylon* s. str., *Arthrophytum* s. str., *Kalidium*, *Zygophyllum* s. l., *Nitraria*, *Astragalus* секция *Ammodendron* Bge., *Artemisia* (особенно подрод *Seriphidium*); полусаванны и эфемерово-эфемероидные синузии пустынь и ксерофитных редколесий — *Poa* (группа видов, близких к *P. bulbosa*), *Eremopyrum*, *Carex* секция *Boernera* Krecz. emend. Egor., *Eremurus*, *Tulipa*, *Malcolmia*, *Ferula*, *Prangos*, *Phlomis*; колючеподушечники или трагакантники — *Astragalus* подрод *Tragacantha* Bge., *Acantholimon*; кустарниково-древесные породы ксерофитных редколесий — *Juniperus* подрод *Sabina* Spach, *Amygdalus*, *Pistacia*.

Как видно из этих списков, рекомендуются для изучения роды, виды которых играют особо большую роль в растительном покрове субаридных и аридных территорий.

Очень большое значение имеет проблема ботанико-географического районирования субаридных и аридных территорий и связанный с нею вопрос о ботанико-географических рубежах.

Автор считает, что ботанико-географическое районирование должно быть синтетическим, т. е. основываться на признаках как флоры, так и растительности, которые реализуются в едином явлении природы — растительном покрове. Я в этом отношении полностью согласен с Н. И. Кузнецовым, который считал составление карты ботанико-географических районов той или иной территории ботанико-географическим синтезом, а составление геоботанической карты, или карты растительности, и флористической карты, или карты ареалов растений, — работой аналитической.

Флористические и фитоценотические признаки должны учитываться на всех уровнях ботанико-географического районирования, но учет флористических признаков имеет особенно большое значение при выделении наиболее крупных единиц районирования — доминионов, регионов (областей) и провинций и их подразделений — субдоминионов, субрегионов (подобластей) и подпровинций.

Вопросы ботанико-географического районирования субаридных и аридных территорий продолжают привлекать внимание советских ботанико-географов (флористов и геоботаников). Однако, к сожалению, авторы ряда проектов ботанико-географического районирования умалчивают о принципах районирования; последнее нередко носит эмпирический или интуитивный характер.

Для целей ботанико-географического районирования, особенно для установления высших единиц последнего, очень большое значение имеет использование как одного из основных источников точных карт ареалов видов растений. Основные ботанико-географические рубежи, а особенно границы между субрегионами (подобластями), провинциями и подпровинциями, должны в значительной степени основываться на картах ареалов доминирующих, а также характерных видов для тех или иных субрегионов, провинций и т. д. Возникший сейчас в литературе спор о границах между Средней и Центральной Азией, или, иначе говоря, между Ирано-Туранской и Центральноазиатской подобластями пустынной области Евразии, может быть решен с помощью точных (точечных) карт ареалов ряда видов солянок, видов ковыля и др.

Я не думаю останавливаться на вопросах палеоботанического изучения субаридных и аридных территорий, поскольку это не является моей специальностью, но хочу сделать одно предложение. В настоящее время накопился большой материал спорово-пыльцевого анализа неогеновых, плейстоценовых и голоценовых отложений в пределах интересующей нас территории; материал по так называемым «семенным» и «листовым флорам» для этих же территорий, к сожалению, менее обилен, но все же имеется. Было бы крайне важно подытожить все эти палеоботанические исследования в единой сводке по истории растительного покрова территорий юга СССР и сопредельных стран, занятых в настоящее время степями, пустынями и сухими горами.

В заключение я хочу остановиться на некоторых более частных темах изучения географии и истории растительного покрова полузасушливых и засушливых частей СССР и прилегающих стран.

Существенным вопросом является следующий — относится ли Евразиатская степная область к Древнему Средиземью, которое я рассматриваю как субдоминион Голарктики? Основной материал для решения этого вопроса должны дать те монографии в объеме целых родов или крупных подродовых подразделений, о которых сказано выше. Но ждать составления всех этих монографий очень долго и можно попытаться подойти к решению, хотя бы предварительному, этого вопроса иными путями. Следует, во-первых, составить список видов, произрастающих в степных фитоценозах степной области Евразии, используя для этого в качестве основного источника не «Флоры» (где понятие «степь» крайне неопределенно), а работы геоботаников, в которых описаны степные фитоценозы и приведены достаточно подробные списки видов, обитающих в последних. Эти списки степных видов должны быть скорректированы на основе авторитетных таксономических источников. Полученный таким образом список степной ценофлоры должен быть проанализирован с целью выделения географических и флорогенетических (географо-генетических) элементов флоры с использованием соответствующей таксономической литературы (монографии, «Флоры»). Эта работа должна дать довольно полное представление о географическом аспекте и генезисе флоры степей, т. е. основного зонального типа растительности степной области. Конечно, этот труд должен быть осуществлен достаточно опытным исследователем.

Очень интересен вопрос о реликтах «плейстоценового лесостепного комплекса» в смысле И. М. Крашенинникова или, несколько суживая этот вопрос, о реликтах плейстоценовых («перигляциальных», как пишут некоторые авторы) степей в Причерноморско-Казахстанской подобласти Евразиатской степной области. Частным случаем этих реликтовых образований являются «сниженные альпы» или «сниженные яйлы» Среднерусской возвышенности. Соответствующие реликты прослеживаются и далее на запад, в Средней или даже Атлантической Европе. Очень важно составить точечные карты ареалов по возможности для всех реликтов плейстоценовых степей и применить те же методы изучения генезиса этих видов, которые предлагались выше для степной ценофлоры в целом.

Следовало бы ту же работу проделать и для все еще пока загадочной флоры меловых обнажений или (используя фитоценологическое понятие) тимьянников, произрастающих на выходах мела юга европейской части СССР и Западного Казахстана. Попутно отмечу, что эти тимьянники крайне недостаточно изучены в фитоценотическом отношении.

Путь, который выше предложен для выяснения основных источников и путей генезиса флоры степей, можно применить также и для выяснения генезиса пустынной ценофлоры, а также ценофлоры горных степей Средней Азии и Закавказья, полусаванн и эфемерово-эфемероидных синузий в составе ксерофитных редколесий, колючеподушечников и соответствующей синузии некоторых типов ксерофитных редколесий и т. д. Особого изучения заслуживает вопрос о неморальных реликтах во флоре гор Средней Азии. Вопросов, связанных с изучением флоры луговых и пустошных высокогорий, а также горных хвойных лесов в пределах субаридных и аридных частей СССР, я здесь не касаюсь.

Есть еще одна очень интересная тема для исследования — флора и растительность обнажений гипсоносных пестроцветов в Средней и Центральной Азии. С этими пестроцветами, как известно, связана весьма своеобразная флора с обилием узких и очень своеобразных эндемиков, а также видов с разорванными ареалами, давно привлекавшая внимание флористов и флорогенетиков. Однако и флора и растительность этих пестроцветов все еще остается очень плохо изученной; здесь требуется не только камеральная, но и полевая работа. В первую очередь необходимо установить общегеографические закономерности, районировать растительное население пестроцветов, связав его по возможности с общим ботанико-географическим районированием пустынной области, установить поясные соотношения, изучить экологию и биологию соответствующих видов, состав и динамику растительных ассоциаций и т. д.

Таковы очередные задачи изучения географии и истории растительного покрова субаридных и аридных частей СССР, как они мне представляются.

ON SOME PRINCIPAL PROBLEMS IN THE STUDY OF THE HISTORY AND GEOGRAPHY OF THE VEGETATIONAL COVER OF SUBARID AND ARID REGIONS OF THE U. S. S. R. AND THE NEIGHBOURING COUNTRIES

By E. M. Lavrenko

SUMMARY

Of prime importance for the investigation of the geography and history of separate taxa, floras and of the vegetational cover as a whole are the precise mapping of areas, embryological and cytological studies, as well as the population analysis of species and intraspecific taxa. For several reasons such investigations have not yet been developed to a sufficient extent in our country, in particular, with respect to our steppe and desert zones.

The statistical studies of the floras, the establishment of the geographical and the genetical typology of species and other taxa, as well as the monographical study of separate taxa at the genus-level (elucidating not only purely taxonomical problems, but also involving thorough studies in caryology, geography, ecology and phytocoenology of species) are also substantial. The information of this kind makes it possible to form a correct idea of the intrageneric phylogenesis, of the history of the territorial distribution of the genus, of the dependence of the development of the species of this genus on the environmental conditions and on different types of vegetation.

The article includes the lists of those genera and subgenera, particularly characteristic (in the phytocoenotic respect) of the main types of vegetation of the subarid and arid regions of the U. S. S. R. (steppes, deserts, semisavannas, Tragacantha associations, xerophytic sparse woodlands and sparse scrubs), for which the elaboration of such monographs is urgent in the first place.

One of the ultimate results of the investigation of the geography of the vegetational cover should be the elaboration of the synthetic phytogeographical division of the territory with the consideration of the characteristic features both of the flora and of the vegetation.

The article is concluded by a brief survey of the ways of approach to the solution of some concrete problems of phytogeography of subarid and arid regions of the U. S. S. R.: of the geography and history of the flora of steppes and deserts, of the relicts of the Pleistocene steppes, of the flora of the calcareous denudations in the south of the European part of the U. S. S. R. and in the Western Kazakhstan, as well as of the very peculiar and as yet insufficiently studied flora and vegetation, associated with the variegated saline rocks in the Middle Asia and Central Asia.

УДК 528.9 : 339.44 : 551.4

В. Б. Сочава, А. Н. Лукичева, А. И. Зубков, А. А. Корчагин, Л. Е. Родин, А. М. Семенова-Тян-Шанская

ГЛАВНЕЙШИЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ОБЗОРНОГО КАРТОГРАФИРОВАНИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КОНТИНЕНТОВ

(Получено 30 III 1965)

В 1964 г. Главное управление геодезии и картографии выпустило в свет «Физико-географический атлас мира», подготовленный при участии ряда институтов Академии наук СССР и других научных учреждений страны, а также Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова.

Атлас в целом представляет выдающееся картографическое произведение — крупнейший вклад в мировую картографию. Наряду со многими тематическими специальными картами он включает типологические карты растительности мира и материков, исполненные коллективом советских геоботаников (А. И. Зубковым, А. А. Корчагиным, А. Н. Лукичевой, Л. Е. Родиным, А. М. Семеновой-Тян-Шанской, В. Б. Сочавой).

Эти карты составлены путем обобщения ботанико-картографических источников и соответствующей литературы. Основные принципы их построения сформулированы в пояснительном тексте к картам растительности «Физико-географического атласа мира» (Сочава, 1964а), а также в некоторых специальных статьях (Лукичева, 1962; Семенова-Тян-Шанская, 1964; Сочава, 1964б, и др.).

Новые советские карты растительных сообществ мира и материков, вполне естественно, не могут рассматриваться в отрыве от истории обзорного геоботанического картографирования континентов.

Ниже кратко характеризуются основные черты этой истории, а также приводятся главнейшие источники (преимущественно картографические), использованные авторами карт растительности «Физико-географического атласа мира» (ФГАМ).

Первые опыты обзорного картографирования растительности **Земли** и отдельных материков относятся к последней четверти прошлого столетия. О них, а также о картах, опубликованных до 1910 г., сказано в работе Шретера (Schröter, 1910).

До конца 1930-х годов во многих странах была популярна карта растительности мира Брокман-Ероша и Рюбеля (Brockmann-Jerosch, 1919; Rübel, 1930); она публиковалась также и в СССР с исправлениями и дополнениями В. В. Алехина. Широко известны опубликованные в 30-х годах карты растительности мира из Большого советского атласа мира — (автор А. П. Ильинский, 1937а) и карта, приложенная к монографии Шимпера-Фабера (Schimper-v. Faber, 1935).

С конца 1940-х годов в разных странах усилился интерес к картографии растительности. Из числа многих обзорных карт в атласах, вышедших в свет в 1950 г., выделяются по оригинальности построения карты растительности мира, исполненные Линтоном для Оксфордского Атласа (Linton, 1951), Кюхлером для мирового атласа Гуда (Küchler, 1957) и Тролем для Большого атласа Гердера (Troll, 1958).

В Большой Советской энциклопедии (т. 36) опубликована карта растительности мира, составленная А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1955); на ней зональность растительного покрова выявляется более отчетливо, чем на зарубежных картах.

Оригинальные по построению стенные (учебные) карты растительности мира создавались в СССР (Карта растительности мира, 1948), в Польше (Szafer, 1960) и Германской Демократической Республике (Schmidt, 1961). Из карт в школьных атласах отметим оригинально построенную карту растительности мира, составленную Шмидом (Schmid, 1948).

Представление о растительности мира дают и некоторые специальные карты, например биоклиматические, а в особенности «Мировой атлас лесов» (Weltforstatlas, 1949).

Карты растительности мира неразрывно связаны с картами растительности материков и крупных их частей.

Растительность Европы и Азии показана на ряде современных региональных карт. Для Восточной Европы и Северной Азии существенна «Геоботаническая карта СССР» (1954) м. 1 : 4 000 000 и более генерализованная, но дополненная новыми данными «Карта растительности СССР» м. 1 : 10 000 000 (1960).

Обзорное картографирование растительности **Европы** (в целом) по современной методике, предпринятое еще в 1930 г., пока не завершено (Horvat, 1963). Имеется ряд схематических карт растительного покрова этой части света (Soó, 1945; Europe. Natural vegetation, 1958, и др.). Из их числа в особенности следует отметить карту, составленную Е. М. Лавренко и А. М. Семеновой-Тян-Шанской (1948).

Крупным вкладом в геоботаническое картографирование Европы, сделанным до второй мировой войны, является геоботаническая карта Восточной Европы (европейской части СССР), исполненная под руководством Н. И. Кузнецова (1927—1932), в м. 1 : 1 050 000, и карта растительности некоторых районов Центральной и Западной Европы, составленная Гюком (Hueck, 1937).

Начиная с 1950-х годов публикуется ряд карт растительности (преимущественно в границах европейских государств) отдельными изданиями, в атласах и монографиях. Из них надо отметить карты растительности Франции (Gaussen, 1954), Германской Демократической Республики (Scamoni, 1958),[1] Румынии (Doniţă, Leandru, Puşcaru-Soroceanu, 1960). Более схематичен показ растительности на карте Швейцарии (Schmid, 1949), Пиренейского полуострова (Rivas Goday, 1960), Австрии (Werneck, 1952; Wagner, 1958), Польши (Hagemann, 1948), Нижней Саксонии (Niedersachsen, 1950).

Наиболее современные сведения о растительности Великобритании содержатся на картах Англии и Уэльса м. 1 : 625 000 (Great Britain, 1945, 1953).

Для показа растительности Швеции, Финляндии, Чехословакии и Болгарии необходимо пользоваться картами лесов из национальных атласов этих стран.

Среди многих карт, приложенных к монографиям, посвященным растительности Европы, следует отметить карты растительности Албании (Markgraf, 1949), Балканских стран (Horvat, 1954), Италии (La vegetazione, 1958), Югославии (Matvejev, 1961).

Из числа многочисленных работ, содержащих описание растительности отдельных регионов Европы и использованных при составлении карты Европы в ФГАМ, особенно богата содержанием монография Рикли (Rikli, 1943, 1946, 1948).

Современные принципы географии и картографии растительности **Азии** начали формироваться после опубликования «Карты растительности СССР» м. 1 : 5 000 000 (1939), картосхемы климата и ботанико-географических

[1] В 1964 г. вышла в свет карта растительности Германской Демократической Республики м. 1 : 500 000.

областей Евразии Висмана (Wissmann, 1939) и схематической карты растительности Азии Стэмпа (Stamp, 1944).

Несколько обзорных карт растительности Азии (в целом) опубликовано также в атласах и энциклопедиях (Азия, Растительность, 1950; Asia. Natural vegetation, 1953, 1958, и ряд других). Отметим также «Карту растительности зарубежной Азии» (1950) м. 1 : 20 000 000 в книге «Зарубежная Азия».

Карты растительности отдельных азиатских стран содержатся также в атласах Индии (Forests and land use, 1957), Израиля (Phytogeographical regions of Palestine and the Near East, 1960) и Турции (Louis, 1961). Важным источником является карта растительности Монголии (Юнатов, 1952). Имеются также рукописные карты Китая (геоботаническая и районирования), составленные в Академии наук КНР.

Велико значение карты растительности Малезии Ван-Стениса (Steenis, 1958). Очень содержательна подробная карта растительности Гималаев Швайнфурта (Schweinfurth, 1957).

Должны быть отмечены также региональные карты растительности Афганистана (Линчевский и Прозоровский, 1946), Ирана (Bobek, 1951; Zohary, 1963), Иордании (Feinbrun a. Zohary, 1955), Сирии (Pabot, 1957), юга Аравии (Vesey-Fitzgerald, 1955, 1957а, 1957б), юго-восточной Азии (Добби, 1952). Рукописная карта растительности Вьетнама исполнена Тхай Ван Трунгом.

Из литературных источников существенны «Растительность Земли» Вальтера (Walter, 1962), монография «Япония» (Треватра, 1949), монография «Корея» (Lautensach, 1945), монография «Индия и Пакистан» (Спейт, 1957) и многие другие.

Первая обзорная карта растительности **Африки** составлена Шанцем (Shantz, 1923) м. 1 : 10 000 000; до нее существовали лишь ботанико-географические картосхемы материка. Большая детализация (23 номера легенды), несмотря на меньший масштаб (1 : 35 000 000), была достигнута на картах растительности Африки в университетском Атласе (Engler и др., 1937, 1958).

В. Д. Александрова и А. И. Зубков (1952) опубликовали карту растительности Африки м. 1 : 30 000 000 (29 номеров легенды).

На основе международного сотрудничества созданы 2 обзорные карты: 1) растительности Африки к югу от тропика Рака (Aubréville и др., 1958); 2) травяного покрова Африки (Rattray, 1960). Обе карты м. 1 : 10 000 000; последняя (54 знака легенды) сопровождается объяснительным текстом, характеризующим растительность в ботанико-географическом и хозяйственном аспектах.

Из числа региональных карт растительности, опубликованных за последнее десятилетие и охватывающих более или менее значительные территории, надо отметить: 1) карту Сахары в «Атласе арабских стран и Среднего Востока» (Natural vegetation, 1960); 2) геоботаническую карту восточной Африки (Эритрея, Эфиопия, Сомали) (Pichi-Sermolli, 1957); 3) фитогеографическую карту в атласе Камеруна (Letouzey, 1960); 4) карту растительности Кении (Edwards, 1959); 5) карту растительности Родезии и Ньясаленда (Rattray u. Wild, 1960); 6) карту растительности Конго (Леопольдвиль) (Devred, 1960); 7) карту растительности центральной тропической Африки (Weck u. Otremba, 1956); 8) карту растительности Южной Африки (Wellington, 1955).

Из новейших исследований растительности Африки в ботанико-картографическом отношении существенны работы Лебрена (Lebrun, 1947), Обревиля (Aubréville, 1949), Оценды (Ozenda, 1958).

Для своего времени очень удачное отображение на карте растительности **Северной Америки** (м. 1 : 40 000 000) дал Гаршбергер (Harshberger, 1911). Он показал широтную зональность растительности материка, хорошо выявленную еще Мериамом (Merriam, 1894), и ее региональные черты. Эта карта, дополненная и исправленная Шанцем, Зоном и другими авторами, воспроизводилась в нескольких изданиях «Университетского Атласа»

(Harshberger, Shantz, Zon и др., 1948). Картосхема климаксовых растительных формаций материка приложена к книге Уивера и Клементса (Weaver a. Clements, 1929).

Начало обзорного картографирования США (м. 1 : 8 000 000) было положено Шанцем и Зоном (Shantz a. Zon, 1924); их карта воспроизводилась и в других изданиях и до сих пор является основным источником по геоботаническому обзорному мелкомасштабному картографированию США.

Карта растительности США м. 1 : 3 168 000, исполненная А. Кюхлером и демонстрированная им на XX Международном географическом конгрессе в Лондоне (1964 г.) и X Международном ботаническом конгрессе в Эдинбурге, была опубликована после выхода в свет ФГАМ и поэтому не могла быть принята во внимание при составлении нашей карты Северной Америки.

Обзорная карта растительности Мексики (м. 1 : 10 000 000) опубликована Леопольдом (Leopold, 1950), а схематическая карта Центральной Америки помещена в атласе Сальвадора (Webster McBryde, 1955).

О растительности Канады можно судить по карте м. 1 : 20 000 000 в атласе Канады (Natural vegetation, 1957), а также по карте относительно детального районирования лесов, исполненной Роу и другими авторами (Rowe, 1959).

В качестве источника для картографии растительности Северной Америки могут служить некоторые крупномасштабные геоботанические карты (например, Калифорнии), а также карты биотического районирования в атласе ресурсов Британской Колумбии (British Columbia. Biotic regions, 1956).

Из авторов монографических работ, важных для картографирования растительности Северной Америки, надо отметить Бэрда (Beard, 1944), Браун (Braun, 1950), Кендейха (Kendeigh, 1954), Уивера (Weaver, 1954), Кертиса (Curtis, 1959), Купланда (Coupland, 1961) и др.

Картографирование растительности **Южной Америки** особое внимание привлекает к себе в последние два десятилетия. После первых опытов схематического показа главнейших черт растительных формаций материка некоторую детализацию на карте м. 1 : 30 000 000 осуществил Рюле (Rühle, 1928). Далее следует назвать карту в статье Смита и Джонстона (Smith a. Johnston, 1945), исполненную в м. 1 : 40 000 000. Некоторые оригинальные ботанико-географические решения даны на карте (м. 1 : 50 000 000) Лауера, Шмидта, Шредера и Троля (Lauer, Schmidt, Schröder, Troll, 1952), приложенной к монографии тех же авторов, заключающей многочисленные сопоставления между растительностью, климатом и рельефом, а также различные схемы классификации растительности материка.

Обзорная карта Южной Америки (39 знаков легенды) м. 1 : 25 000 000 выполнена Л. Е. Родиным (1958).

Растительность континента показана на ряде региональных карт. Перуанские Анды картографировал Вебербауер (Weberbauer, 1922); Боливийские Анды — Герцог (Herzog, 1923). Наиболее современные карты Аргентины принадлежат Гюку (Hueck, 1953, 1956); им же выполнены карты для Бразилии и тропиков и субтропиков всего материка (Hueck, 1959а). Существенное значение для познания растительности Бразилии имеют карты Гальвао (Galvão, 1955), Кастро (Castro, 1953) и других авторов, для растительного покрова Огненной Земли — Ройвайнена (Roivainen, 1954).

При разработке легенды карты растительности Южной Америки для ФГАМ использовалась довольно обширная ботанико-географическая литература (Ильинский, 1937б; Parodi, 1945; Sampaio, 1945; Hauman, 1947; Roseveare, 1948; Beard, 1955; Hueck, 1959б, и др.).

До начала 1950-х годов наиболее полные данные по картографии растительности **Австралии** заключались в работе Прескотта (Prescott, 1931); составленные им карты растительности Австралии публиковались и в СССР (Потемкин, 1950). Значительно более детальная (35 знаков ле-

генды) карта опубликована в атласе ресурсов Австралии (Vegetation regions, 1955) м. 1 : 6 000 000; ее дополняет входящая в тот же атлас «Карта лесных ресурсов». Обе названные карты явились основным источником при составлении карты Австралии для ФГАМ.

Растительность Новой Гвинеи показана в атласе Папуа и Новой Гвинеи (Natural vegetation, 1951) и в атласе тропической Нидерландии (Steenis, 1938), а также на карте Нильсона (1958), использовавшего все имевшиеся картографические материалы до 1956 г.

Для познания растительности Новой Зеландии существенна карта Холмса (Holmes, 1935), а также карта в атласе Новой Зеландии (Dick, 1959).

При составлении карты растительности Австралии ФГАМ были использованы также литературные источники (Wood. 1950; Williams, 1955; Steenis, 1954, и др.).

Перечисленные, а также другие включенные в список литературы работы не исчерпывают всех источников, использованных при составлении карт растительности ФГАМ. В особенности это касается различных текстовых информаций о растительности отдельных стран и природных регионов.

В настоящей статье речь шла лишь о главнейшем, сделанном в области картографии растительности континентов. Наш обзор показывает, что данные, на которых строятся современные мелкомасштабные карты растительности мира, далеко не равноценны для различных стран и природных областей. Растительный покров Земли все еще остается недостаточно изученным. История его изучения включает 3 основных этапа.

1-й этап завершился в начале нынешнего столетия. Его итоги были подведены К. Шретером на III Международном ботаническом конгрессе. 2-й этап продолжался до второй мировой войны и в начале 40-х годов сменился 3-м этапом, наиболее продуктивным по сравнению с предыдущими.

В настоящее время обзорное картографирование растительности континентов вступает в 4-й этап своего развития, для которого будет характерно значительное повышение точности мелкомасштабных геоботанических карт и выполнение их в порядке международного сотрудничества. В ближайшем будущем несомненно возрастет значение обзорных геоботанических карт континентов при решении различных экономических и социальных проблем.

ЛИТЕРАТУРА

Азия. Растительность. (1950). 1 : 60 000 000. БСЭ, 1. 2-е изд. — Александрова В. Д. и А. И. Зубков. (1952). Карта растительности Африки. 1 : 30 000 000. В кн.: А. С. Барков «Физическая география частей света. Африка». (1953). — Геоботаническая карта СССР. (1954). Под руков. и ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. 1 : 4 000 000. — Добби Э. (1952). Юго-восточная Азия. ИЛ. С картами. — Ильинский А. П. (1937а). Карта растительности мира. 1 : 70 000 000. В Большом советском атласе мира, I. — Ильинский А. П. (1937б). Растительность земного шара. — Карта растительности зарубежной Азии. (1950). Под ред. Е. М. Лавренко. 1 : 20 000 000. В кн.: Д. Л. Арманд и др. «Зарубежная Азия». (1956). — Карта растительности мира. (1948). Учебная, для средней школы. Под ред. Е. М. Лавренко. 1 : 20 000 000. — Карта растительности Союза Советских Социалистических Республик. (1939). Отв. ред. Е. М. Лавренко. 1 : 5 000 000. — Карта растительности СССР. (1960). Под ред. В. Б. Сочавы. 1 : 10 000 000. — Кузнецов Н. И. (Ред.) (1927—1932). Геоботаническая карта европейской части СССР. 1 : 1 050 000. Л. 5 (1930); л. 6 (1930); л. 7 (1932); л. 9 (1932); л. 10 (1929)+плюр (1930); л. 14 (1927)+плюр (1927); л. 15 (1928); л. 16 (1928). — Лавренко Е. М. и А. М. Семенова-Тян-Шанская. (1948). Карта растительности Западной Европы. 1 : 8 500 000. В кн.: Б. Ф. Добрынин «Физическая география Западной Европы». — Линчевский И. А. и А. В. Прозоровский. (1946). Основные закономерности распределения растительности Афганистана. Сб. научн. работ, выполненных в Ленинграде за три года Вел. Отеч. войны (1941—1943). С картами. — Лукичева А. Н. (1962). Принципы подбора цветовых обозначений для мелкомасштабных геоботанических карт. В кн.:

Принципы и методы геобот. картографир. — Нильсон О. А. (1958). Очерк растительности Новой Гвинеи. Уч. зап. Лен. пед. инст. им. А. И. Герцена, 179. С картой.— Потемкин М. П. (1950). Австралия. — Родин Л. Е. (1958). Карта растительности Южной Америки. 1 : 25 000 000. В кн.: Е. Н. Лукашова «Южная Америка». — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1955). Карта растительности мира. 1 : 120 000 000. БСЭ, 36. 2-е изд. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1964). Мелкомасштабное обзорное картирование растительного покрова Северной Америки. Тр. БИНа, Сер. III, Геоботаника, 16. — Сочава В. Б. (1964а). Растительность. Пояснит. текст. В Физико-географическом атласе мира. — Сочава В. Б. (1964б). Макет новой карты растительности мира. В кн.: Геоботаническое картографирование. — Спейт О. Х. К. (1957). Индия и Пакистан. ИЛ. — Треватра Г. (1949). Япония. ИЛ. — Юнатов А. А. (1952). Карта растительности Монгольской Народной Республики. 1 : 2 000 000 (рукопись) БИН. Л. — Asia. Natural vegetation. (1953). 1 : 50 000 000. В атласе: Encycloped. Britannica. World Atlas. Chicago—London—Toronto. — Asia. Natural vegetation. (1958). 1 : 50 000 000. В атласе: The University Atlas. 8-е изд. London—Liverpool. — Aubréville A. (1949). Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. Paris. — Aubréville A., P. Duvigneaud, A. C. Hoyle, R. W. J. Keay, F. A. Mendonça a. R. E. G. Pichi-Sermolli. (1958). Vegetation map of Africa south of the tropic of Cancer. 1 : 10 000 000. London. — Azevedo L. G. de. (1962). Tipos de vegetação do Sul de Minas e Campos da Mantiqueira. An. Acad. Brasil. Ciênc., 34, 2. С картой. — Beard J. S. (1944). Climax vegetation in tropical America. Ecology,25, 2. — Beard J. S. (1955). The classification of tropical american vegetation-types. Ecology, 36, 1. — Bobek H. (1951). Die natürlichen Wälder und Gehölzfluren Irans. Bonn. (Bonner geogr. Abhandl., 8). С картой — Braun E. L. (1950). Deciduous forests of eastern North America. Philadelphia—Toronto. — British Columbia. Biotic regions. (1956). 1 : 3 500 000 (прибл.) В атласе: British Columbia Atlas of Resources. 1-е изд. Vancouver.— Brockmann-Jerosch H. (1919). Baumgrenze und Klimacharakter. Zürich. (Beitr. geobot. Landesaufnahme, 6). С картой. — Castro S. L. de. (1953). Limites meridionais e orientais da área de occorência da floresta amazônica em territorio Brasileiro. Revista Brasil. Geogr., 15, 1. — Coupland R. T. (1961). A reconsideration of grassland classification in the northern Great Plains of North America. J. Ecol., 49, 1. — Curtis J. T. (1959). The vegetation of Wisconsin. Madison. — Devred R. (1960). La cartographie de la végétation du Congo belge. Bull. agric. Congo belge et Ruanda-Urundi, 51, 3. С картой. — Dick R. S. (1959). Vegetation, 1 : 8 400 000 (прибл.). В атласе: Oxford Atlas for New Zealand. London—Wellington. — Doniţă N., V. Leandru şi E. Puşcaru-Soroceanu. (1960). Harta geobotanică RPR. 1 : 500 000. Acad. RPR. — Edwards D. C. (1959). Kenya. Vegetation. 1 : 3 000 000. В атласе: Atlas of Kenya. — Engler A., P. Evans, A. F. W. Schimper, H. L. Shantz и др. (1937). Africa. Natural vegetation. 1 : 35 000 000. В атласе: The University Atlas. London—Liverpool. — Engler A., P. Evans, A. F. W. Schimper, H. L. Shantz и др. (1958). Africa. Natural vegetation. 1 : 40 000 000. В атласе: The University Atlas. 8-е изд. London—Liverpool. — Europe. Natural vegetation. (1958). 1 : 20 000 000. В атласе: The University Atlas. 8-е изд. London—Liverpool. — Feinbrun N. a. M. Zohary. (1955). A geobotanical survey of Transjordan. Bull. Res. Council Israel, Sec. D. Bot., 5D, 1. С картой. — Forests and land use. (1957). 1 : 5 000 000 и Area under forests, natural vegetation zones and lac production. (1957). 1 : 15 000 000. В атласе: National Atlas of India. (Preliminary ed.). Calcutta.— Galvão R. (1955). Introdução ao conhecimento da área Maranhense abrangida pelo plano de valorizacao econômica da Amazônia. Revista Brasil. Georg., 17, 3. С картой. — Gaussen H. (1954). Régions florales, étages et zones de végétation и Eléments floristiques et limites d'espèces végétales. (1954). 1 : 2 500 000. В атласе: Atlas de France (Métropole). Paris. — Great Britain. Vegetation. (1945, 1953). (Л. 1, 1953; Л. 2, 1945). 1 : 625 000. Southampton—Chessington. Ordnance Survey.— Hagemann E. (1948). Standortgemäßer Waldwuchs in Mitteleuropa. 1 : 3 000 000. В атласе: Bioklimatischer Atlas für Schleswig-Holstein. — Harshberger J. W. (1911). Phytogeographic survey of North America, Leipzig—New York. (Die Vegetation der Erde, 13). С картой. — Harshberger J. W., H. L. Shantz, R. Zon a. o. (1948). North America. Natural vegetation. 1 : 32 000 000. В атласе: The University Atlas. 6-е изд. London—Liverpool. — Hauman L. (1947). La vegetation de la República Argentina. Buenos Aires. Geografia de la República Argentina, 8. С картой. — Herzog Th. (1923). Die Pflanzenwelt der bolivischen Anden und ihres östlichen Vorlandes. В кн.: Die Vegetation der Erde, 15. С картой. — Holmes J. M. (1935). The vegetation of New Zealand. Scott. Georg. Mag., 51, 2. С картой. — Horvat I. (1954). Pflanzengeographische Gliederung Südosteuropas. Vegetatio, 5—6. С картой. — Horvat I. (1963). Leitende Gesichtspunkte für eine pflanzensoziologische Gliederung Europas. В кн.: Bericht über das Internationale Symposion für Vegetationskartierung vom 23.—26. III. 1959. in Stolzenau/Weser. Weinheim. — Hueck K. (1937). Pflanzengeographie Deutschlands. Berlin—Lichterfelde. С картами. — Hueck K. (1953). Urlandschaft, Raublandschaft und Kulturlandschaft in der Provinz Tucumán im nordwestlichen Argentinien. Bonn. Bonner geogr. Abhandl., 10. С картами. — Hueck K. (1956). Mapa fitogeográfico do Estado de São Paulo. Bol. Paulista Geogr., 22. С картой. — Hueck K. (1959a). Bosques secos de la zona tropical y subtropical de la Ame-

rica del Sur. Bol. Inst. Forest. Lat. Amer., 4. С картами. — Hueck K. (1959б). Los manglares en America. Inst. Forest. Lat. Amer. Descript. arvoles forest., 5. — Kendeigh S. C. (1954). History and evaluation of various concepts of plant and animal communities in North America. Ecology, 35, 2. — Küchler A. W. (1957). World. Natural vegetation. 1 : 75 000 000 (прибл.). — В атласе: Goode's World Atlas. 10-е изд. Chicago. — Lauer W., R. D. Schmidt, R. Schröder u. C. Troll. (1952). Studien zur Klima- und Vegetationskunde der Tropen. Bonn. (Bonner geogr. Abhandl., 9). С картой. — Lautensach H. (1945). Korea. Leipzig. — La vegetazione. (1958). S. l. Conosci l'Italia, 2. С картой. — Lebrun J. (1947). La végétation de la plaine alluviale au sud du lac Edouard, 1—2. Bruxelles. — Leopold A. S. (1950). Vegetation zones in Mexico. Ecology, 31, 4. С картой. — Letouzey R. (1960). Carte phytogéographique. 1 : 2 000 000. В атласе: Atlas du Cameroun. Yaoundé. Cameroun. — Linton D. L. (1951). World. Vegetation. 1 : 48 000 000. В атласе: The Oxford Atlas. Oxford Univ. Press. — Louis H. (1961). Vegetation. Percentage of forest and bushland areas by Vilâyets. 1 : 5 500 000. Vegetation profiles. В атласе: Atlas of Turkey. Istanbul. — Markgraf F. (1949). Eine neue Höhenstufenkarte der Vegetation Albaniens. Ber. geobot. Forschungsinst. Rübel in Zürich für das Jahr 1948. С картой. — Matvejev S. (1961). Biogeografija Jugoslavije. Beograd. С картой. — Merriam C. H. (1894). Laws of temperature control of the geographic distribution of terrestrial animals and plants. Nat. Geogr. Mag., 6, Dec. 29. С картой. — Natural vegetation. (1951). 1 : 4 500 000 (прибл.). В атласе: The Resources of the Territory of Papua and New Guinea. Canberra. — Natural vegetation. (1957). 1 : 20 000 000. В атласе: Atlas of Canada. Ottawa. — Natural vegetation. (1960). 1 : 25 000 000. В атласе: Atlas of the Arab World and Middle East. Djambatan—Amsterdam. — Niedersachsen. (1950). Natürliche Pflanzendecke. 1 : 800 000. В атласе: Deutscher Planungsatlas, 2. Bremen. — Ozenda P. (1958). Flore du Sahara septentrional et central. Paris. — Pabot H. (1957). Rapport du gouvernement de Syrie sur l'écologie végétale et ses applications. F. A. O. Rapport, 663. Rome. С картой. — Parodi L. R. (1945). Las regiones fitogeográficas Argentinas y sus relaciones con industria forestal. Plants and Plant Science in Latin America. Waltham. С картой. — Phytogeographical regions of Palestine and the Near East. (1960). В атласе: Atlas of Israel (на древнееврейск. яз.). — Pichi-Sermolli R. E. G. (1957). Una carta geobotanica dell'Africa orientale (Eritrea, Etiopia, Somalia). Webbia, 13, 1. С картой. — Prescott J. A. (1931). The soils of Australia in relation to vegetation and climate. Melbourne. Commonwealth Australia. Counc. Sci. a. Industr. Res. Bull., 52. — Rattray J. M. (1960). The grass cover of Africa. 1 : 10 000 000. Rome.— Rattray J. M. a. H. Wild. (1960). Vegetation map of the Federation of Rhodesie and Nyasaland. 1 : 2 500 000. В атласе: Federal Atlas Map. Salisbury. — Rikli M. (1943, 1946, 1948). Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. 1 (1943), 2 (1946), 3 (1948). Bern. — Rivas Goday S. (1960). Mapa de vegetacion de la Peninsula Iberica e Islas Baleares. 1 : 4 000 000. S. 1 (описано по оттиску). — Robinson K. (1960). Australia, New Zealand and the Southwest Pacific. London. — Roivainen H. (1954). Studien über die Moore Feuerlands. Helsinki. (Ann. Bot. Soc. «Vanamo», 28, 2). С картой. — Roseveare G. M. (1948). The grasslands of Latin America. Cardiff. — Rowe J. S. (1959). Forest regions of Canada. Ottawa. (Forestry Branch-Bull., 123). С картой. — Rübel E. (1930). Pflanzengesellschaften der Erde. Bern—Berlin. С картой. — Rühle K. (1928). Die Vegetationsformationen Südamericas in ihrer klimatischen Bedingtheit. Petermanns geogr. Mitt., 74, 1—4. С картой. — Sampaio A. J. de. (1945). Fitogeografia do Brasil. S. Paulo. (Brasiliana Bibl. Pedag. Brasil. Sér. 5a, 35). — Scamoni A. (1958). Zur «Karte der natürlichen Vegetation der DDR». Ber. deutsch. Landeskunde, 21, 1. С картой. — Schimper A. F. W., F. C. von Faber. (1935). Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, 2. 3-е изд. Jena. С картой. — Schmid E. (1948). Die Vegetationskarte der Erde in Schweizerischen Mittelschulatlas. Jubiläumsausgabe. Geogr. helv., 3, 4. — Schmid E. (1949). Vegetationskarte der Schweiz. 1 : 200 000. Л. 1—4. Bern. — Schmidt G. (1961). Erde. Vegetation. 1 : 15 000 000. Gotha. — Schröter C. (1910). Über pflanzengeographische Karten. В кн.: Actes du III[me] Congrès Internat. de Bot. Bruxelles, 1910, 2. — Schweinfurth U. (1957). Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Bonn. (Bonner geogr. Abhandl., 20). С картой. — Schweinfurth U. (1962). Studien zur Pflanzengeographie von Tasmanien. Bonner geogr. Abhandl., H. 31. — Shantz H. L. (1923). Vegetation map of Africa. 1 : 10 000 000. В кн.: H. L. Shantz a. C. F. Marbut «The Vegetation and Soils of Africa». New York. (Amer. Geogr. Soc., Res. Ser., 13). — Shantz H. L. a. R. Zon. (1924). Natural vegetation. 1 : 8 000 000. В атласе: Atlas of American Agriculture. Physical basis (1936). Washington. — Smith A. C. a. I. M. Johnston. (1945). A phytogeographical sketch of Latin America. В кн.: Plants and Plant Science in Latin America. Waltham. С картой. — Soó R. (1945). Növényföldrajz. Budapest. С картой. — Stamp L. D. (1944). Asia. London. С картами. — Steenis C. G. G. J. van. (1938). Plantengeografie. 1 : 10 000 000. В атласе: Atlas van tropisch Nederland. S. l. — Steenis C. G. G. J. van. (1954). De vegetatie en de flora in Klein W., Nieuw Guinea, 2. S. l. — Steenis C. G. G. J. van. (1958). Vegetation map of Malaysia. 1 : 5 000 000. Publ. in collaboration with UNESCO. — Szafer W. (1960). Mapa roślinności świata. 1 : 22 000 000. Warszawa. — Troll C. (1958). Vegetation und Meeresströmungen auf der Erde. 1 : 131 000 000 (прибл.). В атласе:

Grosser Herder Atlas. Freiburg. — Troll C. (1961). Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. Naturwissenschaften, Jg. 48, H. 9. — Vegetation regions. (1955). 1 : 6 000 000 и Forest resources (1955) 1 : 6 000 000. В атласе: Atlas of Australian Resources. Canberra. — Vesey-Fitzgerald D. F. (1955). Vegetation of the Red Sea coast south of Jedda, Saudi Arabia. J. Ecol., 43, 2. — Vesey-Fitzgerald D. F. (1957a). The vegetation of the Red Sea coast north of Jedda, Saudi Arabia. J. Ecol., 45, 2. — Vesey-Fitzgerald D. F. (1957б). The vegetation of central and eastern Arahia. J. Ecol., 45, 3. С картой. — Wagner H. (1958). Regionale Einheiten der Waldgesellschaften in Niederösterreich. 1 : 500 000. В атласе: Atlas von Niederösterreich, 7. Wien. — Walter H. (1962). Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung, 1. Jena. — Weaver J. E. (1954). North American prairie. Lincoln, Nebraska. — Weaver J. E. a. F. E. Clements. (1929). Plant ecology. New York—London. С картой. — Weberbauer A. (1922). Die Vegetationskarte der peruanischen Anden zwischen 5° und 17° S. Br. Petermanns geogr. Mitt., 68. С картой. — Webb L. J. (1959). A physionomic classification of Australian Rain forest. J. ecol., 47, 3. — Webster McBryde F. (1955). America central. Vegetacion natural. (Generalizada). 1 : 720000. В атласе: Atlas censal de El Salvador. S. l. — Weck J., E. Otremba. (1956). Waldverbreitung, 1 : 8 000 000. В атласе: Weltforstatlas. Tropisches Zentralafrika. Hamburg—Reinbek. — Wellington J. H. (1955). Southern Africa, 1. Cambridge. С картой. — Weltforstatlas. (1949—.). Hamburg. — Werneck H. L. (1952). Naturgesetzliche Einheiten der Pflanzendecke in Niederösterreich. 1 : 500 000. В атласе: Atlas von Niederösterreich, 2. Wien. — Williams R. J. (1955). This commentary which accompanies the map of vegetation regions. Atlas of Australian Resources. Canberra. — Wissmann H. von. (1939). Die Klima- und Vegetationsgebiete Eurasiens. Zeitschr. Ges. Erdkunde Berlin. С картой. — Wood J. G. (1950). Vegetation of Australia. 2-е изд. — Zohary M. (1963). On the geobotanical structure of Iran. Bull. Res. Council Israel, Sect. D, Bot., 11.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Ленинград
и Институт географии
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Иркутск.

THE MAIN STAGES OF DEVELOPMENT OF SURVEYAL MAPPING OF VEGETATION OF CONTINENTS

By V. B. Sochava, A. N. Lukicheva, A. I. Zuhkov. A. A. Korchagin, A. M. Semenova-Tianschanskaya

SUMMARY

The article comprises an outline of history of surveyal geobotanical mapping of vegetation of continents and a bibliography of the main literature and cartographic sources used in course of composition of the maps of vegetation for the «Physico-geographical Atlas of the World» (1964). It is shown by this survey that the recent small-scale maps of the vegetation of the world are by no means equivalent for different contries and natural regions, and that three stages can be traced in the investigation of the vegetational cover of the earth. At the present time the surveyal mapping of vegetation proceeds to the fourth stage of its development, the characteristic features of which will be the precision of small-scale maps and the international coöperation in their composition.

УДК 581.3 : 582.57

И. Д. Романов

ОПЫТ АНАЛИЗА НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА FRITILLARIA-ТИПА

С 6 таблицами рисунков

(Получено 18 IV 1965)

Попытаемся в самых общих чертах сформулировать главные, наиболее актуальные проблемы исследования женского гаметофита, т. е. зародышевого мешка цветковых растений. Здесь можно наметить следующие три задачи. Первая из них, в основном типологическая, заключается в определении, разграничении и классификации разных типов его развития. Второй, филогенетической, задачей является выяснение происхождения зародышевого мешка у цветковых растений и изучение происхождения и филогенетических связей разных типов его развития, возникших в процессе эволюции. Наконец, третья задача, которую можно охарактеризовать как онтогенетическую, заключается в объяснении разного хода развития различных типов зародышевого мешка, т. е. в каузальном анализе их онтогенезов.

Первая задача может считаться в значительной мере уже решенной, и вряд ли можно ожидать существенно новых достижений в этой области, хотя сводка современного состояния этого вопроса была бы весьма полезна. Что же касается двух последних, значительно более трудных задач, то разработка их по существу еще только начата, и если в выяснении филогенетических отношений и эволюции типов зародышевых мешков имеются определенные достижения, то в области каузального анализа их онтогенезов (даже в первом приближении) мы вынуждены пока ограничиваться лишь весьма гипотетическими и спекулятивными построениями. Причина этого в настоящий момент заключается, на наш взгляд, не столько в почти полном отсутствии физиологических данных, сколько в недостатке подробных и конкретных наблюдений самого течения подлежащих анализу онтогенезов. Для примера можно указать следующее. Хотя совершенно очевидно, что движение и дефинитивное распределение ядер в развивающемся зародышевом мешке имеет существеннейшее значение для возникновения определенной организации его в зрелом состоянии, мы до сих пор, даже для многократно исследовавшегося нормального типа, не имеем точных данных о том, как происходят эти движения ядер. И число таких примеров, когда отсутствуют подробные сведения о тех сторонах развития, которые определяют способ возникновения главных особенностей разных типов зародышевых мешков, можно значительно умножить. Поэтому при выполнении настоящей работы, которая посвящена исследованию одного из наиболее сложных и своеобразных типов развития зародышевого мешка, а именно Fritillaria-типу, мы стремились обращать особое внимание на выяснение именно этих сторон развития, обычно остающихся в тени.

Основой настоящей работы послужили весьма полные серии всех фаз развития зародышевого мешка у двух видов р. *Rhinopetalum*[1] — *R. arianum* A. Los. et Vved. и *R. bucharicum* (Rgl.) A. Los. Полнота этих серий дала возможность осуществить детальную микрофотографическую документацию при описании этого процесса. Имелась также менее полная серия фаз развития *Fritillaria raddeana* Rgl., из которой здесь приводится лишь несколько микрофотографий. Для выяснения характера движения ядер при распределении их по схеме 1+3 материал по *Rhinopetalum* оказался все же недостаточным, и для этого был использован материал по *Gagea chomutovae* Pasch. Все эти виды имеют зародышевый мешок Fritillaria-типа, причем у обоих видов *Rhinopetalum* и у *F. raddeana* развитие его сходно во всех деталях, только у последнего зародышевые мешки несколько крупнее.

Материал по *Rhinopetalum* и *F. raddeana* был собран в Ботаническом саду Ташкентского университета, а по *G. chomutovae* — в предгорьях Ташкентского Ала-Тау с дикорастущих растений. Методика приготовления препаратов изложена в нашей предыдущей работе (Романов, 1963). Микрофотографии снимались при помощи фотонасадки МФН-3, в большинстве случаев на пленке Isopan F с зеленым светофильтром, и лишь при мало контрастных препаратах на пленке Микрат 200 с тем же фильтром.

[1] Этот род был выделен из рода *Fritillaria* L.

Развитие зародышевого мешка у *Rhinopetalum bucharicum*, *R. arianum* и *Fritillaria raddeana*

Семяпочки у исследованных видов, как и у всех *Lilioideae*, анатропные, битегминальные и тенуинуцеллатные. Нуцеллус в большей своей части однослойный, лишь в нижней части двуслойный со слабо развитым цилиндрическим основанием, которое не разрастается при развитии зародышевого мешка. Нуцеллус сохраняется до конца развития зародышевого мешка, хотя последний заметно растет; так, у *Rhinopetalum* макроспороцит (табл. I, *1*) во время мейоза имеет в среднем 130 мк в длину и 64 мк в ширину, а соответственные размеры зрелого зародышевого мешка — 230 и 70 мк (табл. III, *15*). Сохранение нуцеллуса обеспечивается благодаря растяжению клеток в его верхней половине и делению их в нижней.

Мы не будем здесь касаться течения мейоза при макроспорогенезе, а остановимся вкратце лишь на ориентировке веретен, поведении фрагмопластов и расположении ядер. Веретено в метафазе I ориентировано обычно продольно или несколько косо (табл. I, *2*), а вся фигура деления может располагаться как посередине, так и в верхней или нижней половине макроспороцита. По-видимому, положение ее определяется положением ядра макроспороцита до начала метафазы I. В телофазе этого деления между дочерними ядрами всегда образуется фрагмопласт, полярные части которого представляются образованными более густо расположенными нитями, а в экваториальной зоне они располагаются реже, вследствие чего эта зона кажется более светлой (табл. I, *3*). Часто посередине экваториальной зоны ясно видна образующаяся клеточная пластинка. Однако в мейотической интерфазе все эти структуры исчезают и между далеко разошедшимися ядрами видны лишь редко расположенные цитоплазматические нити, по всей вероятности не имеющие отношения к исчезнувшему фрагмопласту (табл. I, *4*). При втором мейотическом делении взаимная ориентировка веретен весьма разнообразна, не наблюдалось лишь продольного расположения обоих веретен (табл. I, *5*). В телофазе всегда образуются фрагмопласты между обеими парами дочерних ядер, причем структура и поведение этих фрагмопластов такие же, как и при первом делении, хотя заложения клеточных пластинок здесь не наблюдалось (возможно, лишь вследствие недостаточного объема исследованного материала). Изредка мы видели образование вторичных фрагмопластов между соседними несестринскими ядрами. Число этих фрагмопластов зависит от расположения ядер: при зигзагообразном расположении образуется один фрагмопласт, при Т-образном или обратном Т-образном — два. При завершении телофазы II сестринские ядра расходятся, но здесь это движение их более ограничено, чем после первого деления. С наступлением постмейотической интерфазы все фрагмопласты и другие цитоплазматические образования, связанные с ядрами, исчезают и последние в течение всей интерфазы лежат в однородной, в фиксированном состоянии мелко-хлопьевидной, густой цитоплазме (табл. I, *6*; табл. II, *7*).

Таким путем в результате мейоза образуется четырехъядерный ценоцит, являющийся четырехспоровым ценоцитом, поскольку ядра его по своему происхождению соответствуют ядрам макроспор. Дальнейший ход

развития показывает, что этот ценоцит представляет собой первичный четырехъядерный зародышевый мешок. Первоначальное расположение ядер в нем несомненно зависит от ориентировки веретен при II мейозе, хотя положение ядер не вполне соответствует положению полюсов веретен, вследствие расхождения сестринских ядер. В известной мере, но отнюдь не однозначно, как ориентировка веретен, так и положение ядер, определяются исходной формой макроспороцита. Ромбическое расположение, когда средние ядра находятся на одном уровне, встречается преимущественно в наиболее широких зародышевых мешках, а зигзагообразное расположение, как и почти приближающееся к линейному, — в наиболее узких. Однако в случаях Т-образного и обратно Т-образного расположения нельзя сказать, что особенности формы зародышевого мешка определяют именно одно из этих расположений и исключают иное (например, зигзагообразное). В одном случае у *F. raddeana* в поздней телофазе II обе пары ядер находились в нижней половине зародышевого мешка и это необычное положение их никак нельзя было связать с его формой, так как в данном случае наиболее широкой была его верхняя, «пустая» часть. Вероятно, это низкое положение макроспориальных ядер было обусловлено соответственно низким положением исходного ядра макроспороцита.

В течение, по-видимому, довольно длительного интеркинеза между мейозом и первым митозом происходит своеобразный процесс распределения ядер по схеме 1+3. Для какого-либо суждения о причинах этого явления необходимо прежде всего совершенно точно знать, как именно оно происходит. Однако именно этих сведений мы не находим в многочисленных описаниях развития зародышевого мешка Fritillaria-типа у различных растений. Одним из обстоятельств, мешающих получить об этом точное представление, является изменчивость первоначального расположения ядер в первичном четырехъядерном зародышевом мешке. В материале по *Rhinopetalum* удалось подобрать лишь небольшую серию картин, показывающих процесс распределения по схеме 1+3 при ромбическом исходном расположении ядер. Сравнение этих картин приводит к заключению, что распределение 1+3 намечается благодаря отхождению верхнего ядра вверх при неподвижности остальных трех ядер, которые остаются на своих первоначальных местах. Лишь после этого становится заметным относительно незначительное сближение этих ядер при продолжающемся удалении от них верхнего ядра. Все эти процессы явно связаны с продольным ростом зародышевого мешка. Для более объективного суждения необходимы измерения длины зародышевого мешка и расстояний между ядрами в последовательных фазах распределения по схеме 1+3 и статистическая оценка этого материала. Однако у *Rhinopetalum* не было возможности сделать это из-за малого числа сравнимых картин. Поэтому для получения серии достаточного объема был использован материал по *G. chomutovae*.

В серию, предназначенную для исследования, были включены лишь зародышевые мешки удовлетворяющие двум требованиям: 1) с подобным расположением ядер, т. е. с первоначально зигзагообразным и со всеми переходами от него к законченному распределению 1+3; 2) с ядрами, находящимися в одной или почти в одной плоскости (чтобы расстояния между ними минимально сокращались в проекции). Всего таких зародышевых мешков в нашем материале оказалось 28. Микрофотографии пяти из них приведены на табл. III, *16, а—д*. Этот материал был разделен на четыре группы зародышевых мешков (в скобках указан объем каждой из них): 1) с первоначальным расположением ядер (6); 2) с только что наметившимся распределением их по схеме 1+3 (4); 3) с ясно выраженным распределением 1+3 (12); 4) находящиеся уже в профазе первого митоза (6). Наименее однородной, естественно, оказалась третья группа, так как она включала все переходы от конфигурации подобной фиг. *16в* до конфигурации фиг. *16д*. Все зародышевые мешки этой серии были зарисованы при одном увеличении (730). На рисунках были измерены их длина и ширина, расстояния между центрами ядер, расстояния между крайними ядрами и концами зародышевого мешка. Если ядра обозначить цифрами I, II, III и IV в порядке расположения их сверху вниз, то измеренные расстояния между центрами их можно обозначить как I—II, I—III и т. д. Полученные данные обрабатывались статистически: были вычислены средние арифметические величин всех упомянутых измерений для каждой группы и произведена оценка достоверности разностей средних различных групп. Эта оценка производилась посредством критерия t с вероятностью ошибки в 1% (Weber, 1957).

В течение всего интеркинеза, после завершения мейоза до первого митоза, зародышевый мешок растет: длина его, равная 95 мк в момент первоначального расположения ядер, достигает 114 мк ко времени профазы первого митоза. Разность средних показателей длины зародышевых мешков первой и второй групп равна 8 мк, но в данном случае вероятность ошибки достигает 8% (вследствие значительной изменчивости его длины и малого объема этих групп). Разность между остальными группами не превышает принятой величины — 1%. Расстояния между соседними ядрами в пределах этих групп значительно менее изменчивы. При исходном зигзагообразном расположении расстояния между соседними ядрами в среднем одинаковы и равны 24 мк. Сравнение первой и второй групп показывает, что расстояние I—II увеличивается достоверно на 11 мк, изменения расстояний II—III и III—IV незначительны и недостоверны, а расстояние II—IV не изменяется. Таким образом, распределение 1+3 намечается благодаря тому, что верхнее ядро отходит вверх, а остальные три ядра остаются на своих местах и сохраняют первоначальное расположение (табл. III, *16*).

После того, как верхнее ядро отошло от второго, последнее начинает двигаться вниз (табл. III, *16в*), о чем свидетельствует прогрессивное уменьшение расстояния II—IV: с 46 мк в первых двух группах оно уменьшается до 25 мк в четвертой. В результате этого движения II ядро иногда опускается до уровня III. Происходит также незначительное сближение III и IV ядер: расстояние между их центрами уменьшается с 25 до 21 мк. Однако контуры трех нижних ядер, в особенности в профазе, сближаются обычно сильнее вследствие увеличения размеров самих ядер.

Во время профазы центры нижних ядер лежат в вершинах треугольника, иногда равнобедренного, как на табл. III, *16*. В течение процесса распределения по схеме 1+3 расстояние между верхним и II ядром неуклонно увеличивается и к моменту профазы достигает 67 мк, а весь зародышевый мешок за это время удлиняется до 114 мк. Если на одном рисунке совместить усредненные положения ядер до их движения и во время профазы и принять, что положение нижнего конца зародышевого мешка не меняется, то можно приближенно установить величину перемещения каждого ядра. Оказывается, что верхнее ядро перемещается вверх по оси зародышевого мешка на 20 мк, и это движение целиком обеспечивается ростом последнего, так как уменьшение расстояния от этого ядра до вершины зародышевого мешка очень мало. II ядро передвигается косо вниз на 24 мк и приближается к боковой стенке зародышевого мешка, III ядро смещается также косо вниз на 10 мк к противоположной стенке и, наконец, IV ядро практически остается на месте. Поперечный рост зародышевого мешка не может иметь какого-либо значения для движения ядер, так как за этот период он с достоверностью не обнаруживается.

В материале по *G. chomutovae* оказалась одна завязь, отличавшаяся необычно широкими макроспороцитами, в которых первоначальное расположение ядер было преимущественно ромбическое. Изучение картин распределения по схеме 1+3 в этой небольшой серии полностью подтвердило то, что наблюдалось в аналогичном случае у *Rhinopetalum*: распределение 1+3 и здесь намечается благодаря удалению верхнего ядра, после чего происходит относительно незначительное сближение трех нижних ядер.

Профазу первого митоза все ядра первичного четырехъядерного зародышевого мешка проходят синхронно (табл. IV, *17*). В прометафазе этого митоза происходит объединение митотических аппаратов трех халазальных ядер, которое осуществляется таким же образом, как это было описано у *F. persica* (Bambacioni, 1928), видов *Lilium* (Cooper, 1934, 1935), *Cardiocrinum cordatum* (Oikawa, 1937) и *Gagea* (Романов — Romanov. 1936). В начале прометафазы, в момент контракции хромосом каждое ядро начинает образовывать свое собственное веретено (табл. IV, *18, а, б*). Затем у трех халазальных ядер происходит объединение этих веретен в одно, которое сначала не имеет ясно выраженных полюсов, и в нем иногда ясно различимы три группы еще очень длинных хромосом. После этого происходит обычное для всякой прометафазы движение центромер к экватору веретена и образование экваториальной пластинки. В этот конечный момент прометафазы хромосомы еще довольно длинные (табл. IV, *19*). При переходе к метафазе происходит их дальнейшее укорочение (табл. IV, *20*), а веретено приобретает обычно острые, ясно выраженные полюсы. Микропилярное ядро синхронно также вступает в метафазу, так что в этот момент в зародышевом мешке имеются две митотические фигуры разной величины, в зависимости от числа хромосом в каждой — гаплоидного в микропилярной и триплоидного в халазальной (табл. II, *8*). В анафазе в обеих фигурах происходит правильное и синхронное расхождение хромосом (табл. IV, *21*) и дальнейшее укорочение их, характерное для всякого митоза (Bajer, 1959), которое достигает своего максимума в поздней анафазе (табл. V, *22*).

В ранней телофазе вокруг каждого из дочерних ядер появляются радиальные нитчатые цитоплазматические структуры, а несколько позднее между ядрами — фрагмопласты, которые начинают формировать клеточные пластинки (табл. V. *23*). Эта любопытная деталь наблюдалась также у *F. persica* (Bambacioni, 1928). В скором времени, однако, все эти структуры исчезают (табл. V, *24*), причем в халазальном фрагмопласте видно, что исчезновение их идет центростремительно.

В поздней анафазе у халазальных ядер ясно обозначаются полярные поля, которые здесь особенно подчеркнуты благодаря образованию полярных ямок. Появление их связано с большим числом хромосом (Tischler, 1951). По-видимому, образование полярной ямки обусловлено тем, что при значительном числе достаточно крупных хромосом их укороченные плечи не умещаются с одной стороны от полюса, а окружают его в виде полусферы (табл. V, *22* — нижнее ядро). В дальнейшем, при образовании ядерной оболочки, полярные ямки углубляются, так что каждое ядро принимает форму чаши, обращенной устьем к полюсу, а в оптическом сечении имеет почковидные очертания (табл. V, *23*). Следует отметить, что не у всех халазальных ядер эта проксимальная ямка ясно выражена, а у микропилярных, по-видимому в связи с меньшим числом хромосом, она вообще отсутствует или едва заметна. При переходе к интерфазе халазальные ядра обычно сохраняют эту особенность (табл. IV, *24*). В дальнейшем форма этих ядер меняется (табл. II, *9*) в зависимости от их положения в нижнем конце зародышевого мешка. Обычно они располагаются одно над другим и в этом типичном случае с середины интерфазы принимают весьма характерные формы: верхнее — вид диска, лежащего поперек зародышевого мешка, а нижнее — форму округленного усеченного конуса (табл. II, *10*; табл. V, *25*, *26*). Иногда эти ядра располагаются косо и тогда каждое из них имеет в оптическом сечении косо-треугольные очертания (табл. II, *11*). Наконец, изредка они расположены билатерально и тогда оба подобны дискам, лежащим вдоль зародышевого мешка (табл. II, *12*). Эти разные положения халазальных ядер определяются соответственно продольной, косой или поперечной ориентировкой халазального веретена при первом митозе. Таким образом, форма ядер, по-видимому, зависит от пространственных возможностей в суживающемся книзу халазальном конце зародышевого мешка. Соответственно большему пространству в широком и округленном микропилярном конце его и меньшей величине микропилярных ядер последние всегда более или менее округлые (табл. II, *9*—*12*).

Итак, характерные особенности вторичного четырехъядерного зародышевого мешка — наличие пары более мелких гаплоидных микропилярных и пары более крупных халазальных ядер — у исследованных объектов проявляются весьма ярко.[1] Это связано с отсутствием у них депрессии халазального конца зародышевого мешка на данной фазе развития. Напротив, у некоторых видов *Tulipa*, у которых депрессия в это время уже проявляется, триплоидные халазальные ядра оказываются меньше гаплоидных микропилярных (Романов, 1965).

Вакуолизация цитоплазмы у *Rhinopetalum* и *F. raddeana* начинается относительно поздно — лишь во вторичном четырехъядерном зародышевом мешке, а до этого макроспороциты и зародышевые мешки заполнены густой базофильной цитоплазмой. Первым признаком вакуолизации является некоторое разрыхление цитоплазмы, обусловленное, по-видимому, образованием мелких вакуоль в верхней половине зародышевого мешка

[1] У видов *Rhinopetalum* разной степени плоидности микропилярных и халазальных ядер соответствует число их ядрышек. Оно было подсчитано в 19 зародышевых мешках *R. arianum*, т. е. в 38 микропилярных и 38 халазальных ядрах. В первых число ядрышек колебалось от двух до трех (лишь в одном ядре оказалось четыре ядрышка), а среднее равнялось 2.4, во вторых амплитуда варьирования была 5—9, а среднее 7.1, т. е. очень близко к утроенному среднему для микропилярных ядер. Очевидно, что у этого вида в гаплоидном наборе имеется три хромосомы с ядрышковым организатором.

в начале интерфазы (табл. II, *9*). Несколько позднее появляются уже крупные вакуоли с ясно очерченной границей (табл. II, *12*). Густая цитоплазма и относительно поздняя вакуолизация, судя по имеющимся данным, характерны для зародышевых мешков всех видов *Fritillaria*, *Lilium* и *Cardiocrinum*.

Второй митоз в зародышевом мешке у *Rhinopetalum* был уже проанализирован нами в специальной работе (Романов, 1963), а картины его, наблюдавшиеся у *F. raddeana*, не прибавляют ничего нового. Поэтому здесь будут упомянуты лишь его главные особенности. При этом митозе нормально делятся (проходя все фазы обычного митоза) лишь три ядра: оба микропилярных и верхнее халазальное, триплоидность которого ясно обнаруживается во время мета- и анафазы (табл. III, *13*, *14*). Митоз нижнего халазального ядра аномален: он характеризуется интенсивной агглютинацией хроматина, связанной со своеобразным нарушением митотического цикла — выпадением профазы. Течение этого аномального митоза весьма своеобразно: нижнее халазальное ядро лишь вступает в раннюю профазу, а затем остается в этом состоянии, пока три верхних ядра проходят все стадии профазы (табл. II, *10*). В момент начала метафазы этих ядер начинается аномальный митоз нижнего ядра: образуется веретено, в котором вместо нормально сформированных хромосом разбросаны мелкие, слипающиеся зерна хроматина (табл. III, *13*; табл. V, *27*). Затем эти хроматиновые зерна расходятся более или менее равномерно или весьма неравномерно к полюсам веретена, где из них образуются плотные, грубо структурированные, интенсивно окрашивающиеся аномальные ядра. При более равномерном расхождении зерен хроматина эти ядра имеют примерно одинаковую величину, но обычно неправильные очертания. В тех довольно обычных случаях, когда веретено обращено своим нижним расширенным концом к нижнему концу зародышевого мешка, большая часть хроматиновых зерен отходит к верхнему, узкому его полюсу, где образуется плотное, неправильной формы ядро, а остальной хроматин отходит к нижнему полюсу и образует здесь ядро в виде пластинки (табл. VI, *28*). Такое пластинчатое ядро в нижней антиподе у *F. tulipaefolia* наблюдал С. Г. Навашин (1910, рис. 2), мелкие же «ядра», находящиеся здесь же, представляют собой, по-видимому, отрезанные лопасти этого же ядра. Лопасти у аномальных ядер образуются довольно часто за счет отставших хроматиновых зерен. В других случаях не расходящиеся массы зерен остаются в цитоплазме между аномальными ядрами или образуют мосты и перемычки между ними. Наконец, отнюдь не редко массы агглютинированного хроматина вовсе не расходятся к полюсам и тогда в результате аномального митоза образуется одно ядро (табл. III, *15*).

В аномальном делении нижнего халазального ядра весьма ярко проявляется депрессия халазального конца зародышевого мешка, приводящая к большей или меньшей редукции образующихся здесь элементов (Романов, 1944). Очевидно, аномальность митоза нижнего халазального ядра обусловлена особым физиологическим состоянием цитоплазмы халазальной зоны зародышевого мешка, в которой это ядро находится. Для *Rhinopetalum*, *Fritillaria*, *Cardiocrinum*, большинства видов *Lilium*, *Gagea* и *Erythronium* характерно, что эта зона депрессии обычно появляется перед вторым митозом и захватывает лишь нижнее халазальное ядро (Романов, 1963, 1965). Верхнее халазальное ядро лежит вне зоны депрессии — митоз его нормален и в телофазе образуется пара нормальных сестринских ядер (табл. VI, *28*, *29*, *30*), как и при делении микропилярных ядер.

Второй митоз при развитии зародышевого мешка Fritillaria-типа является последним, он завершается клеткообразованием, которое осуществляется благодаря деятельности фрагмопластов, формирующих клеточные пластинки и перегородки. У видов *Fritillaria*, *Lilium* и *Gagea* это отмечали все предшествующие исследователи, имевшие в своем материале соответствующие стадии, начиная с Моттье (Mottier, 1898). В образовании перегородок принимают участие как первичные фрагмопласты, образую-

щиеся между сестринскими ядрами, так и вторичные, возникающие между соседними несестринскими ядрами. У наших объектов в халазальном конце зародышевого мешка обычно сначала появляется фрагмопласт между дочерними ядрами верхнего халазального ядра; он формирует клеточную пластинку, образующую затем перегородку между центральной клеткой и верхней антиподой (табл. III, *14*; табл. VI, *28*, *29*, *30*). Между нижними аномальными ядрами также образуется фрагмопласт, он формирует клеточную пластинку, разделяющую нижние антиподы. Вследствие неправильной формы этих ядер клеточная пластинка часто также неправильно изогнута соответственно их внутренним контурам (на фиг. *29* она внизу идет вертикально, а затем изгибается направо). Вторичный фрагмопласт образуется между нижним нормальным ядром и ближайшим аномальным, он формирует клеточную пластинку, отделяющую верхнюю антиподу от соседней нижней (табл. VI, *30*). В тех случаях, когда в результате аномального митоза получается одно аномальное ядро, образуется лишь одна нижняя антипода (табл. III, *15*).

В микропилярном конце зародышевого мешка веретена при втором митозе располагаются перпендикулярно друг другу, но в одной или почти в одной плоскости — одно у самой вершины, а другое вдоль боковой стенки зародышевого мешка (табл. III, *13*, *14*; табл. VI, *33*). Встретились также случаи расположения фигур деления в разных плоскостях, но никогда не наблюдалось, чтобы эти плоскости были перпендикулярны. В поздней телофазе появляются первичные фрагмопласты, формирующие клеточные пластинки (табл. VI, *33*), а позднее вторичный фрагмопласт, также образующий клеточную пластинку. Все эти клеточные пластинки принимают участие в образовании перегородок между клетками яйцевого аппарата и центральной клеткой. По-видимому, позднее всего завершается образование перегородки, отделяющей клетку, ближайшую к верхнему полярному ядру. Об этом говорят многие картины, на которых была еще видна периферическая часть фрагмопласта, «достраивающая» эту перегородку до соприкосновения со стенкой зародышевого мешка, в то время как образование оболочек всех остальных клеток уже закончилось. Поскольку в литературе появились утверждения, создающие неправильное представление о природе оболочек клеток яйцевого аппарата и центральной клетки (Модилевский, 1963), следует подчеркнуть, что все эти клетки имеют «подлинные» оболочки; это особенно ясно заметно, когда протопласты отстают от них в результате фиксационного сжатия. Эти оболочки интенсивно окрашиваются светлым зеленым подобно оболочкам клеток нуцеллуса и интегументов.

Выше намеренно не была названа клетка, ближайшая к верхнему полярному ядру, так как в данном случае не может быть уверенности, что это яйцеклетка, хотя ядро ее — сестринское полярного. Дело в том, что у исследованных растений, как, по-видимому, и у всех *Lilioideae*, яйцевой аппарат не дифференцирован. Он состоит из трех более или менее сходных клеток с обычно центрально расположенными ядрами и периферическими вакуолями. Морфологической недифференцированности соответствует, очевидно, и функциональная равнозначность клеток таких яйцевых аппаратов. Это было точно показано Е. Н. Герасимовой-Навашиной (1962) у *Lilium regale*, где любая клетка яйцевого аппарата может быть оплодотворена, т. е. способна функционировать как яйцеклетка.

Другая характерная особенность зрелых зародышевых мешков *Rhinopetalum*, *Fritillaria*, а также *Lilium*, *Cardiocrinum* и некоторых других *Lilioideae* заключается в различной величине полярных ядер; это обусловлено разным числом хромосом (n и 3n), т. е. в конечном счете, одной из основных особенностей развития Fritillaria-типа. Но для того чтобы полярные ядра приобрели размеры, соответствующие степени их плоидности, оба ядра должны развиваться в окружении цитоплазмы, находящейся в одинаковом состоянии; иначе говоря, нижнее полярное ядро должно быть вне зоны депрессии. В противоположном случае (что характерно для упоминавшихся выше видов *Tulipa*) нижнее полярное ядро оказывается значительно меньше верхнего и резко отличается от него по структуре и способности к окрашиванию, так как оно образуется в пределах зоны депрессии в результате аномального митоза (Романов, 1965).

Обсуждение

Основными, специфическими особенностями зародышевого мешка Fritillaria-типа являются: 1) тетраспоричность, 2) распределение макроспориальных ядер по схеме 1+3, 3) объединение трех халазальных ядер при первом митозе, 4) наличие двух митотических делений ядер в течение развития зародышевого мешка. Сочетание всех этих особенностей в одном онтогенезе приводит к тому, что таким довольно сложным и «обходным» путем в конце концов формируется зародышевый мешок обычной, нормальной организации. Поэтому особенно интересен и желателен причинный анализ этого онтогенеза.

Попытки произвести такой анализ были предприняты несколькими авторами. Мы остановимся здесь на двух особенностях Fritillaria-типа — распределении по схеме 1+3 и объединении халазальных ядер, поскольку для их объяснения может быть привлечен новый фактический материал.

Первая попытка объяснить распределение 1+3 принадлежит Фагерлинду (Fagerlind, 1944). Он исходил из предположения, что нормально жизнеспособные ядра в ценоцитах отталкиваются, а при падении их жизнеспособности это отталкивание уменьшается и может даже перейти в притяжение. В частности, в случае распределения 1+3 он предполагает, что ослабляется жизнеспособность трех нижних макроспориальных ядер и их первоначальное взаимное отталкивание сменяется притяжением; вследствие этого они сближаются в халазальном конце зародышевого мешка, отталкиваемые верхним жизнеспособным ядром. Харлинг (Harling, 1950) с этой же точки зрения интерпретировал распределение ядер в зародышевых мешках видов *Anthemis* и полностью отверг какую-либо роль роста зародышевого мешка в этом процессе, хотя многие из его рисунков говорят об обратном. Под ослаблением жизнеспособности халазальных ядер эти авторы, очевидно, понимают то же явление, которое мы называем депрессией (Романов, 1944) и утверждают, таким образом, что есть причинная связь между депрессией и распределением 1+3. Цитоплазма в этой концепции представляется инертной средой, которая не играет какой-либо роли в передвижении ядер и не влияет на их состояние.

Сходные мысли в дальнейшем развивала Е. Н. Герасимова-Навашина (1954, 1955, 1958). Она следующим образом объясняет возникновение распределения по схеме 1+3. Активность нижней пары ядер четырехспорового ценоцита подавляется, а ядра верхней пары отталкиваются на максимальное расстояние друг от друга; вследствие этого нижнее ядро верхней пары уходит далеко в халазальный конец и сближается с нижней парой ядер. Само отталкивание ядер мыслится как результат некоторого взаимодействия между ними и цитоплазмой, свидетельством чего являются нитчатые структуры цитоплазмы вокруг и между отталкивающимися ядрами. Причиной подавления активности нижних ядер она считает их депрессию. В связи с этим Герасимова-Навашина предполагает, что начало депрессии приходится на начало развития зародышевого мешка (т. е. на фазы значительно более ранние, чем те, когда она фактически наблюдается).

Таким образом, в упомянутых гипотезах о причинах распределения по схеме 1+3 первым основным допущением является предположение о наличии взаимного отталкивания ядер в интерфазе. Однако пока еще нет убедительных доказательств, что это отталкивание действительно существует. Реально наблюдается лишь расхождение ядер, которое интерпретируется как следствие действия некоторых сил отталкивания; о природе этих сил и расстояниях, на которых они могут действовать, нет никаких конкретных данных (см. Мэзиа, 1963). В данном случае, однако, решающее значение имеет другое обстоятельство: конкретные особенности движе-

ния ядер в зародышевом мешке и обстановка, в которых они происходят, исключают возможность объяснения их действием сил отталкивания. Прежде всего с этой точки зрения нельзя понять, почему при распределении 1+3 сначала движется вверх лишь одно верхнее ядро, а затем, уже удалившись от остальных ядер, оно вызывает своим отталкивающим действием сближение трех нижних ядер или движение второго ядра вниз. Эта характерная особенность процесса распределения 1+3 явно показывает, что отталкивание ядер здесь ни при чем. Что касается условий, в которых во многих случаях происходит это распределение, то у ряда видов *Tamarix* (Joshi a. Kajale, 1936; Puri, 1939; Sharma, 1939) и *Piper* (Maugini, 1950) еще до начала распределения ядер между ними появляются крупные вакуоли, а у видов *Armeria*, *Statice* и *Rudbeckia* (Fagerlind, 1938, 1939, 1946; D'Amato, 1940) образуется уже центральная вакуоля, так что ядра (расположенные ромбом) находятся в постенном слое цитоплазмы. В такой ситуации действие сил отталкивания между ядрами исключается, что отмечает сама Герасимова-Навашина (1954, 1958), однако распределение по схеме 1+3 все же происходит.

Вторым логически обязательным для обсуждаемых гипотез допущением является представление, что три, или, по крайней мере, два нижних ядра «неактивны», т. е. депрессированы. Однако и это допущение противоречит фактам. Достаточно напомнить о тех случаях Fritillaria-типа, где депрессия халазальных ядер вообще отсутствует, а именно у названных выше видов *Tamarix*, *Piper*, *Rudbeckia*, а также у *Myricaria germanica* (Zabban, 1936). У всех этих растений халазальные ядра не отличаются от микропилярных ни по структуре, ни по характеру митозов в течение всего развития зародышевого мешка. Также нет никаких оснований относить начало депрессии к самому началу развития зародышевого мешка у *Rhinopetalum* и подобных ему (в этом отношении) растений; в действительности депрессия наблюдается здесь лишь с профазы второго митоза и свойственна только нижнему халазальному ядру. Что же касается тех случаев Fritillaria-типа, когда депрессия проявляется действительно очень рано — уже во время мейоза — как у *Caulophyllum* (Mauritzon, 1936), *Clintonia* (Smith, 1943; Walker, 1944), и *Tulipa maximowiczii* (Романов, 1965), то и здесь нет никаких данных о том, что депрессия обусловливает распределение по схеме 1+3.

Совсем по-другому пытались объяснить распределение типа 1+3 Флинт и Джогансен (Flint a. Johansen, 1958). Они предполагают, что в его осуществлении существенную роль играют цитоплазматические волокна, которые радиально расходятся от каждого ядра к периферии протопласта и соединяют соседние ядра при их первоначальном положении. При распределении 1+3 эти структуры исчезают между верхним и II ядром, но сохраняются между нижними ядрами. Авторы полагают (насколько это можно понять из очень краткого и не вполне ясного текста их работы), что эти волокна прикрепляют ядра к оболочке зародышевого мешка и «скрепляют» их между собой. Движение II ядра вниз при росте зародышевого мешка объясняется исчезновением волокон между ним и верхним ядром, при сохранении их между II и III ядром. Крайние ядра фиксированы на своих местах волокнами, прикрепляющимися к оболочке зародышевого мешка у его концов.

Структуры, о которых здесь идет речь, хорошо выражены, например, у видов *Lilium*, исследованных упомянутыми авторами, а также у *Gagea* (Романов — Romanov, 1936 и табл. III, *16* в этой работе); но у *Rhinopetalum* они часто вообще не наблюдаются (табл. I, *6*; табл. II, *7*). Совершенно неизвестно, обладают ли эти структуры физическими свойствами, необходимыми для выполнения приписываемых им функций. Как уже упоминалось, Герасимова-Навашина (1958) совсем иначе толкует значение этих структур. Если все же допустить, что положение ядер фиксируется этими волокнами, то все равно непонятно, почему они исчезают именно между верхними ядрами и почему вслед за этим II ядро должно двигаться вниз. Наблюдаемое в действительности явно свидетельствует о том, что

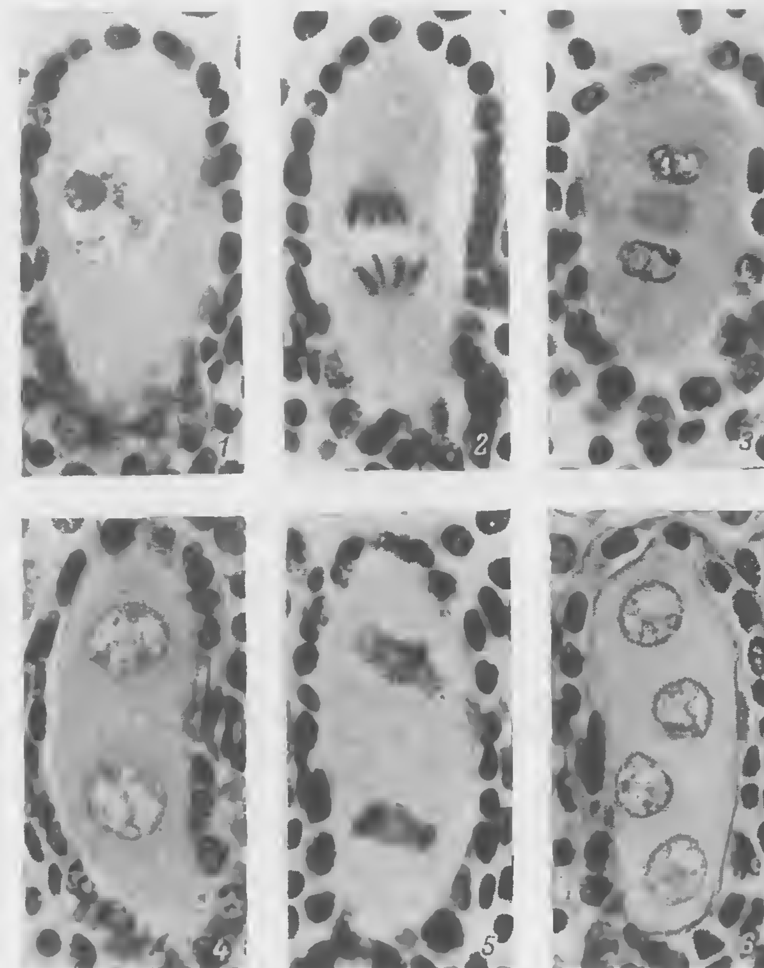


Таблица I

1, 2, 4, 5 — *Rhinopetalum arianum*; *3, 6* — *R. bucharicum*. *1* — нуцеллус семяпочки, макроспороцит в пахинеме; *2* — анафаза I мейоза; *3* — средняя телофаза I мейоза; *4* — мейотическая интерфаза (интеркинез I—II); *5* — прометафаза II мейоза; *6* — первичный четырехъядерный зародышевый мешок, первоначальное расположение ядер зигзагом (интеркинез I—II). (*6* — Фельген, конгокоринт; остальные фигуры — гематоксилин Эрлиха; увел. 400).

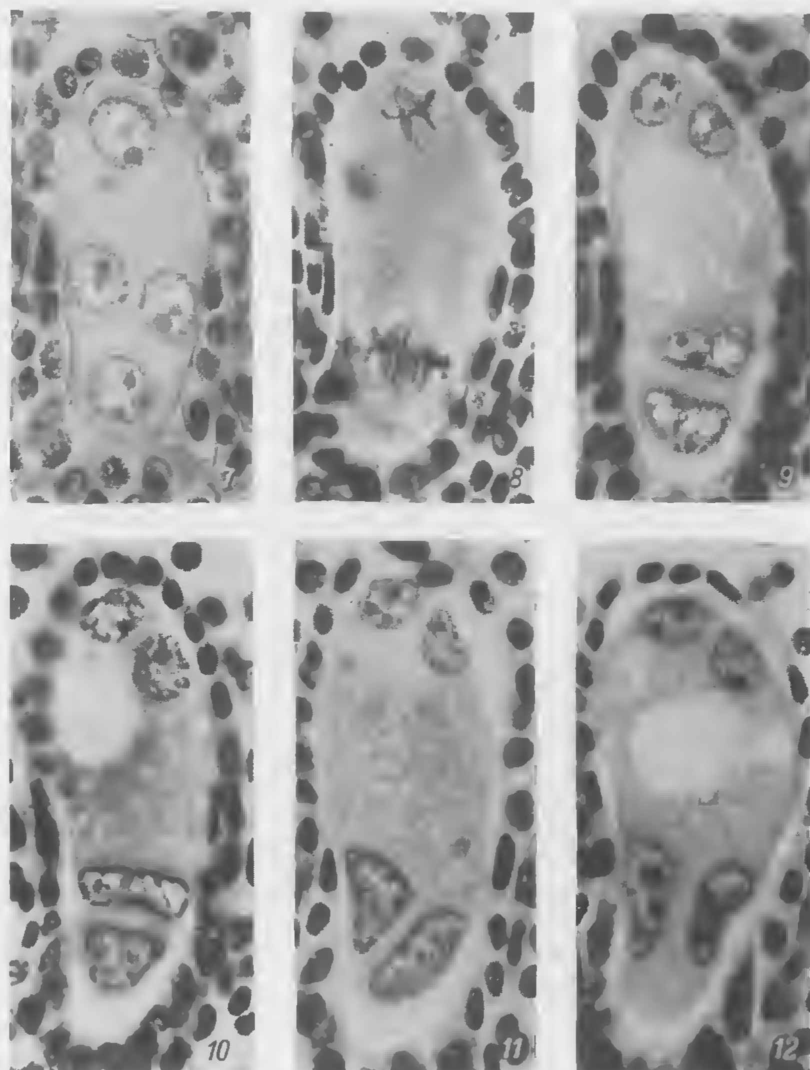


Таблица II

7, 8, 9 — Rhinopetalum arianum; 10, 11 — R. bucharicum, 12 — Fritillaria raddeana. *7* — первичный четырехъядерный зародышевый мешок с расположением ядер 1+3; *8* — метафаза первого митоза; *9—12* — вторичные четырехъядерные зародышевые мешки; *9* — начало интеркинеза I—II; *10* — профаза второго митоза, типичное расположение и форма халазальных ядер; *11* — косое расположение халазальных ядер; *12* — поперечное расположение халазальных ядер (гематоксилин Эрлиха; увел. 400).

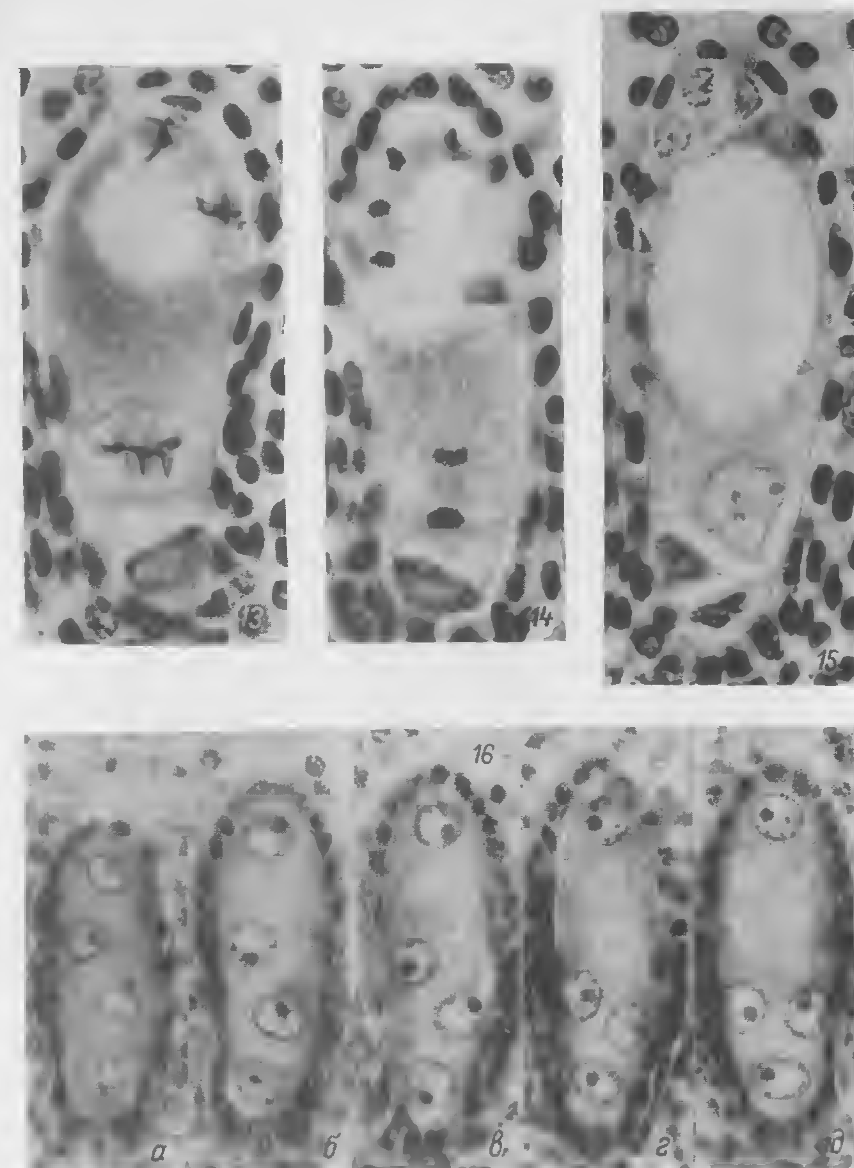


Таблица III

13—15 — Rhinopetalum bucharicum. *13* — метафаза второго митоза: митоз обоих микропилярных ядер и верхнего халазального ядра нормален, митоз нижнего халазального ядра аномален; *14* — поздняя анафаза второго митоза (соединены два снимка, сделанные с двух последовательных срезов); *15* — готовый зародышевый мешок: в микропилярном конце его три недифференцированные клетки яйцевого аппарата и верхнее полярное ядро (около правой клетки), в халазальном конце две антиподы с интенсивно окрашенными ядрами и нижнее полярное ядро. *16 а—д — Gagea chomutovae*, серия микрофотографий, показывающая последовательные фазы распределения ядер по схеме 1+3 в первичном четырехъядерном зародышевом мешке (гематоксилин Эрлиха; *13—15* — увел. 400; *16* — увел. 450).

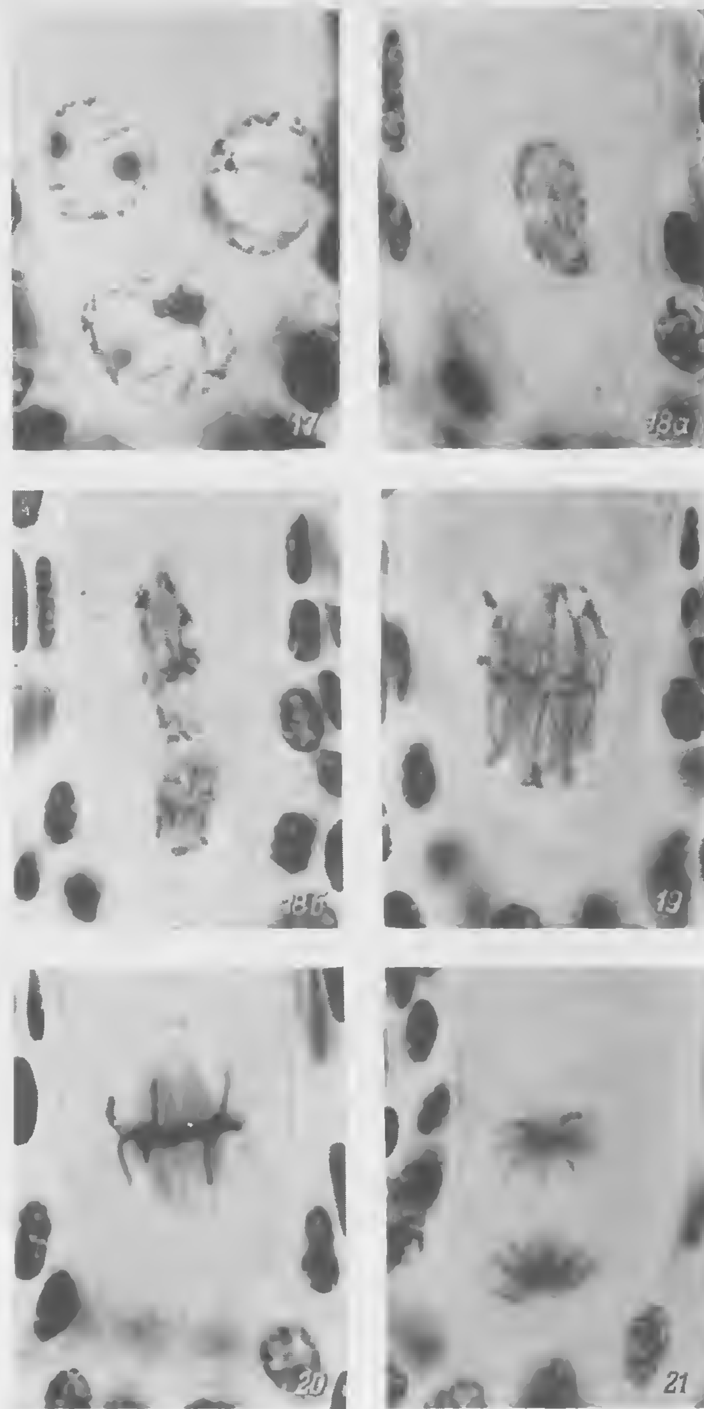


Таблица IV

Последовательные фазы первого митоза в халазальном конце зародышевого мешка: *17 — Rhinopetalum arianum*; *18—21—R. bucharicum*; *17* — средняя профаза трех халазальных ядер; *18а*, *18б* — начало прометафазы, стадия контракции (два последовательных среза); *19* — конец прометафазы; веретена трех ядер объединились, центромеры хромосом еще не расположились в плоскости экватора; *20* — метафаза; *21* — анафаза (гематоксилин Эрлиха; увел. 730).

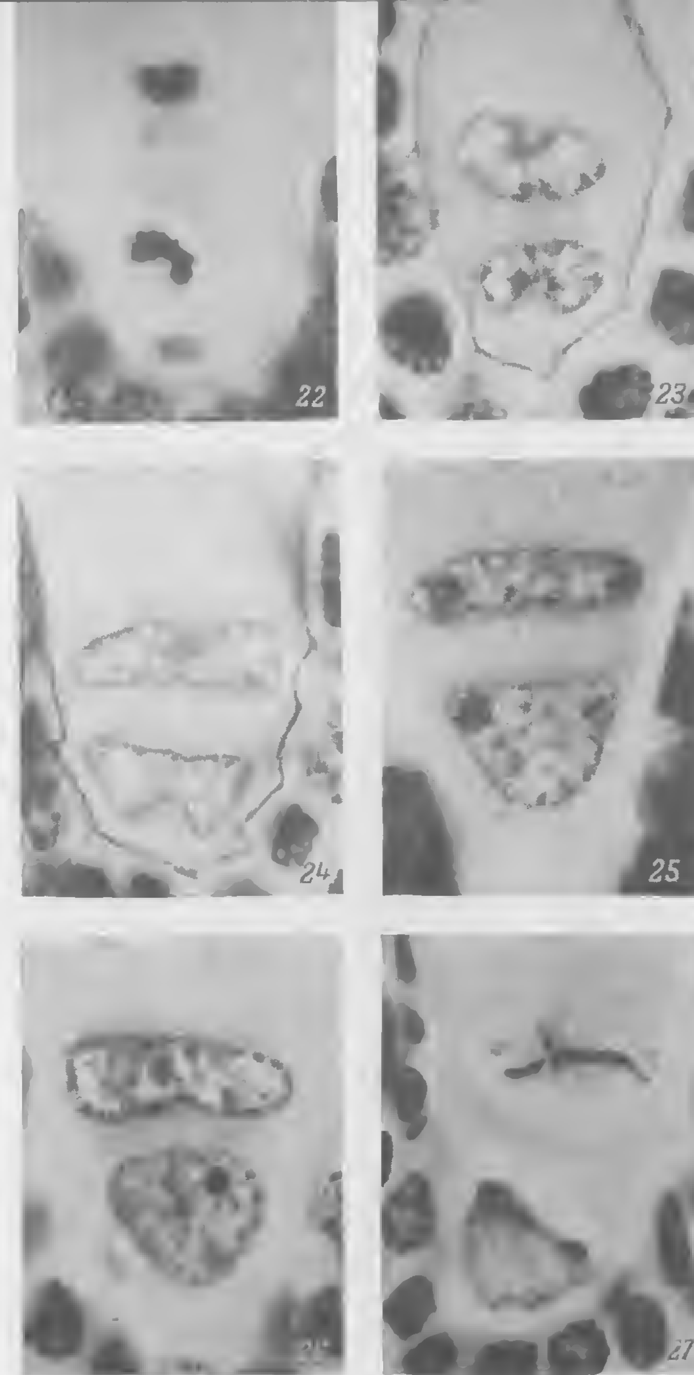


Таблица V

Халазальные концы зародышевых мешков. *22*, *25 — Fritillaria raddeana*, остальные фигуры — *Rhinopetalum bucharicum*. *22* — поздняя анафаза первого митоза: у нижней группы хромосом видна полярная ямка; *23* — поздняя телофаза: у обоих ядер видны полярные ямки; *24* — начало интеркинеза 1—2: полярные ямки еще видны у обоих ядер; *25* — интеркинез 1—2: типичное положение и форма халазальных ядер вторичного четырехъядерного зародышевого мешка; *26* — верхнее халазальное ядро в средней, нижнее — в очень ранней профазе; *27* — метафаза второго митоза: митоз верхнего халазального ядра нормален, митоз нижнего — с агглютинацией хроматина (*23*, *24* — Фельген, конгокоринт, остальные — гематоксилин Эрлиха; увел. 730).

исчезновение этих структур является следствием, а не причиной расхождения ядер.

Наши наблюдения над процессом распределения макроспориальных ядер у *Rhinopetalum* и *G. chomutovae* показывают прежде всего, что в этом явлении существенную роль играет продольный рост зародышевого мешка, который осуществляется преимущественно его вершиной. Благодаря этому росту верхнее ядро, положение которого у вершины практически не меняется, отходит от трех нижних и таким образом намечается распределение 1+3. Нижние ядра находятся в нерастущей или незначительно растущей зоне зародышевого мешка и поэтому сначала остаются на своих первоначальных местах. Дальнейшие движения этих ядер обусловлены, по-видимому, перемещениями цитоплазмы, которые также связаны с ростом зародышевого мешка, т. е. образованием полярных скоплений цитоплазмы, в которых находятся ядра, и вакуолизацией ее средней зоны. У *Rhinopetalum* и *Fritillaria* эти перемещения цитоплазмы во время распределения ядер по схеме 1+3 непосредственно не видны, вероятно, вследствие характерной для них большой плотности цитоплазмы. Однако можно предполагать, что они происходят, так как появлению (непосредственно после первого митоза) посредине зародышевого мешка светлой зоны (табл. II, *9*), а в дальнейшем крупных вакуоль, должно предшествовать скопление здесь элементов вакуома — предшественников вакуоль; этот процесс должен сопровождаться перемещением к концам зародышевого мешка не вакуолизирующейся цитоплазмы. Такое перемещение вполне ясно видно у *G. chomutovae* и других видов *Gagea* (Романов — Romanov, 1936); здесь между расходящимися верхним и вторым ядрами появляется более светлая зона, а более густая и темнее окрашивающаяся цитоплазма сосредоточивается у концов зародышевого мешка (табл. III, *16*, *б*, *в*). Вскоре, во время первого митоза в светлой зоне цитоплазмы начинается вакуолизация. Сходные картины наблюдались и у некоторых видов *Erythronium* (Smith, 1955).

Таким образом, отхождение верхнего ядра от трех нижних ядер обусловлено ростом вершины зародышевого мешка, который сопровождается образованием верхнего скопления цитоплазмы, а перемещение масс цитоплазмы, образующих нижнее ее скопление, обусловливает движение II ядра вниз и в дальнейшем — сближение всех трех нижних ядер. Естественно, что при исходном ромбическом расположении сразу наблюдается сближение всех трех нижних ядер.

То что распределение 1+3 происходит именно так, совершенно очевидно в большинстве других случаев развития Fritillaria-типа, а именно у уже упоминавшихся видов *Tamarix*, *Myricaria*, *Piper*, *Armeria*, *Statice* и *Rudbeckia*. Здесь при первоначальном зигзагообразном или ромбическом расположении ядер между ними находятся крупные вакуоли или уже имеется центральная вакуоля, а ядра лежат в постенном слое цитоплазмы. Благодаря росту вершины зародышевого мешка верхнее ядро отходит от трех нижних (см., например, Fagerlind, 1939, рис. *4m*), а при завершении распределения по схеме 1+3 одно верхнее ядро находится в верхнем скоплении цитоплазмы, три нижних — в нижнем скоплении; эти скопления соединены тонким постенным слоем цитоплазмы.

Таким образом, очевидно, что цитоплазма принимает непосредственное участие в распределении ядер в зародышевом мешке; их перемещение обусловлено распределением цитоплазмы по полюсам зародышевого мешка, что в свою очередь связано с ростом последнего. Это положение справедливо не только для Fritillaria-типа, но и для других типов зародышевого мешка, где имеет место распределение по схеме 1+3, хотя и с некоторыми вариациями в частностях (в зависимости от специфических особенностей развития зародышевых мешков в разных случаях).

Что касается объединения митотических аппаратов трех халазальных ядер при первом митозе, то все имеющиеся на этот счет наблюдения совпадают в следующем. В большинстве случаев это объединение происходит путем объединения веретен в прометафазе и образования одного двухпо-

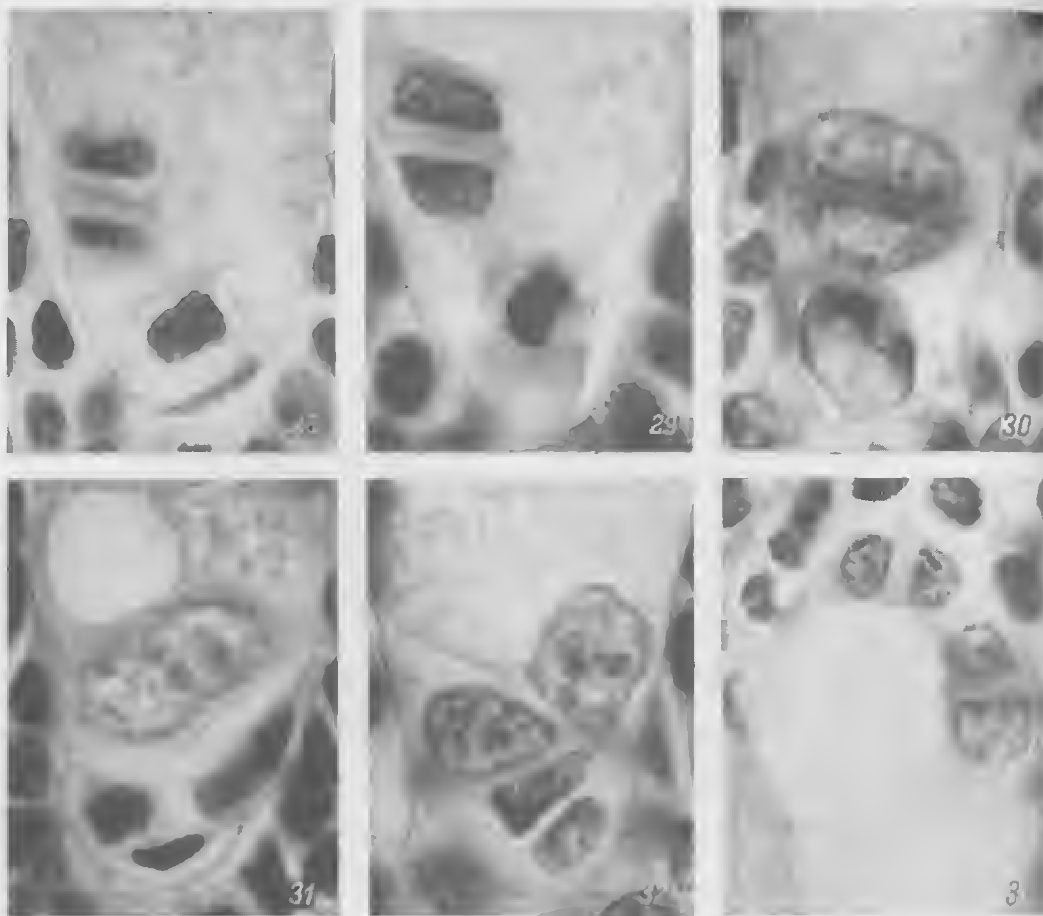


Таблица VI

28, *31*, *33* — *Rhinopetalum bucharicum*, *29* — *Fritillaria raddeana*, *30*, *32* — *R. arianum*. *28—30* — конец второго митоза в халазальном конце зародышевого мешка; *28* — средняя телофаза: верхняя пара ядер нормальна, между ними фрагмопласт, формирующий клеточную пластинку, нижние ядра аномальны — одно представляет собой компактную массу хроматина, другое имеет вид пластинки, прижатой к халазальному концу зародышевого мешка; *29* — несколько более поздняя телофаза, нижнее аномальное пластинчатое ядро прижато к боковой стенке зародышевого мешка и находится вне фокуса; *30* — поздняя телофаза: между верхними ядрами фрагмопласт формирует клеточную пластинку, между нижними, крайне аномальными ядрами, также заметен фрагмопласт, формирующий вертикально ориентированную клеточную пластинку; *31* — типичная картина халазального конца зрелого зародышевого мешка: три антиподы с темно окрашивающимися ядрами и крупное нижнее полярное ядро; *32* — халазальный конец зародышевого мешка в момент завершения клеткообразования: в данном случае нижняя пара ядер образовалась, вероятно, в результате нормального митоза; *33* — микропилярный конец зародышевого мешка в момент поздней телофазы второго митоза: первичные фрагмопласты между сестринскими ядрами, вторичный фрагмопласт еще не образовался (*28—32* — гематоксилин Эрлиха; *33* — Фельген, конгокоринт; увел. 730).

люсного веретена, в котором хромосомные наборы трех ядер образуют экваториальную триплоидную пластинку. По нашим наблюдениям, в начале прометафазы на стадии контракции халазальные ядра еще самостоятельны и каждое из них образует свое веретено, а переход к метафазе, т. е. движение центромер к экватору происходит уже после сформирования общего веретена. Двухполюсность его обеспечивает правильное расхождение хромосом и триплоидность дочерних ядер. Интересно, что в некоторых случаях, а именно у *Cornus mas*, видов *Rudbeckia*, и, по-видимому, у всех представителей *Plumbaginaceae*, имеющих зародышевый мешок Fritillaria-типа (Fagerlind, 1938, 1939, 1946), объединение халазальных ядер происходит путем их слияния еще в профазе первого митоза.

Против того, что объединение халазальных ядер связано с депрессией халазального конца зародышевого мешка, говорят те же факты, которые свидетельствуют, что депрессия не имеет какого-либо отношения к распределению по схеме 1+3. Вообще маловероятно, чтобы причиной объединения этих ядер был бы какой-либо фактор, специфичный для халазального конца зародышевого мешка. Очевидно необходимой, а может быть и решающей предпосылкой объединения ядер является достаточное сближение их. В таком случае это явление аналогично объединению близко расположенных митотических фигур в эндосперме (Rutisbauser, 1956) и в клетках тапетума пыльников (Carniel, 1963). В этой связи можно также отметить, что в зародышевых мешках Drusa-типа, в которых объединения халазальных ядер не происходит, последние при распределении по схеме 1+3 обычно не сближаются столь сильно, как в зародышевых мешках Fritillaria-типа или между этими ядрами образуются вакуоли, явно препятствующие их объединению.

ЛИТЕРАТУРА

Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосемянных. Бот. журн., 5 : 655. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1955). Двойное оплодотворение покрытосемянных, его природа и происхождение. Автореф. докт. диссерт., БИН, Л. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1958). О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосемянных растений. Пробл. бот., 3 : 125. — Герасимова-Навашина Е. Н. (1962). Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка. Тр. БИНа, сер. VII, 5 : 238. — Модилевский Я. С. (1963). Цитоэмбриология высших растений. — Мэзия Д. (1963). Митоз и физиология клеточного деления. — Навашин С. Г. (1910). О самостоятельной подвижности мужских половых ядер некоторых покрытосемянных растений. Зап. Киевск. общ. естествоисп., 20 : 321. — (Романов И. Д.) Romanov I. D. (1936). Die Embryosackentwicklung in der Gattung *Gagea* Salisb. Planta, 25 : 438. — Романов И. Д. (1944). Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. диссерт. Гос. публ. библ. им. В И. Ленина. М. — Романов И. Д. (1963). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum*. Цитология, 5 : 623. — Романов И. Д. (1965). Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. II. Виды *Tulipa*. Цитология, 7 : 23. — Bajer A. (1959). Change of length and volume of mitotic chromosomes in living cells. Hereditas 45 : 579.— Bambacioni V. (1928). Ricerce sulla ecologia e sulla embriologia di *Fritillaria persica* L. Annali di Bot., 18 : 7. — Carniel K. (1963). Das Antherentapetum. Österr. Bot. Zeitschr., 110 : 145. — Cooper D. C. (1934). Development of the embryo-sac of *Lilium Henryi*. Proc. Nat. Acad. Sci., 20 : 163. — Cooper D. C. (1935). Macrosporogenesis and development of the embryo-sac of *Lilium Henryi*. Bot. Gaz., 97 : 346. — D'Amato F. (1940). Contributo all'embriologia delle *Plumbaginaceae*. Nuovo Giorn. Bot. Ital., 47 : 349. — Fagerlind F. (1938). Wo kommen tetrasporische durch drei Teilungsschritte vollentwickelte Embryosäcke unter den Angiospermen vor? Bot. Notiser : 461. — Fagerlind F. (1939). Drei Beispiele des Fritillaria-Typs. Svensk. Bot. Tidskr., 33 : 188. — Fagerlind F. (1944). Der tetrasporische Angiospermen-Embryosack und dessen Bedeutung für das Verständnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosacks. Arkiv Bot., 31A : 1. — Fagerlind F. (1946). Sporogenesis, Embrysackentwicklung und pseudogame Samenbildung bei *Rudbeckia laciniata* L. Acta Horti Bergiani, 14 : 39. — Flint F. F. a. D. A. Johansen. (1958). Nucleoplasmic relationships in the *Fritillaria* type of magagametogenesis. Amer. J. Bot., 45 : 464. — Harling G. (1950). Embryological studies in the *Compositae*. I. *Anthemideae—Anthemidinae*. Acta Horti Bergiani, 15, 7 : 135. — Joshi A. C. a. L. B. Kajale. (1936). A note on the structure and development of the embryo sac, ovule and fruit of *Tamarix dioica* Roxb. Ann. Bot. 50 : 421. — Maugini E. (1950). Ricerche cito-embriologiche sul genere *Piper*. Caryologia, 3 : 221. — Mauritzon J. (1936). Zur Embryologie der Berberidaceen. Acta Horti Gotoburg., 11 : 1. — Mottier D. M. (1898). Über das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung. Jahrb. wiss. Bot., 31 : 125. — Oikawa K. (1937). A note on the development of the embryo sac in *Cardiocrinum cordatum*. Sci. Rep. Tohoku Univ., 4 ser., 11. — Puri V. (1939). Studies in the order *Parietales*. I. A contribution to the morphology of *Tamarix chinensis* Lour. Beih. bot. Centralbl., 59A : 335. — Rutishauser A. (1956). Cytogenetik des Endosperms. Ber. Schweiz. bot. Ges., 66 : 318. — Sharma Y. M. L. (1939). Gametogenesis and embryogeny of *Tamarix ericoides* Rottl. Ann. Bot., 3 : 861. — Smith F. H. (1943). Megagametophyte of *Clintonia*. Bot. Gaz., 105 : 263. — Smith F. H. (1955). Megagametophyte development in five species of *Erythronium*. Amer. J. Bot., 42 : 213. — Tischler G. (1951). Allgemeine Pflanzenkaryologie, 2. — Kernteilung und Kernverschmelzng. — Walker R. J. (1944). Chromosome number, megasporogenesis and development of embryo sac of *Clintonia*. Bull. Torrey Bot. Club, 71 : 529. — Weber E. (1957). Grundriss der biologischen Statistik. — Zabban B. (1936). Osservazioni sulla embriologia di *Myricaria germanica* Desv. Annali di Bot., 21 : 1.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

A TENTATIVE ANALYSIS OF SOME SPECIFIC FEATURES OF DEVELOPMENT OF THE EMBRYO-SAC OF THE *FRITILLARIA* TYPE

By I. D. Romanov

SUMMARY

The development of the Fritillaria-type embryo-sac was studied in *Rhinopetalum bucharicum*, *R. arianum* and *Fritillaria raddeana*. The movements of the nuclei in the course of the 1+3 distribution were the object of a special study (besides the abovementioned plants, also in *Gagea chomutovae*). This distribution begins with the increase of the distance between the upper nucleus and the three lower nuclei due to the growth of the embryo-sac. At this moment the lower nuclei are immobile and remain at their initial positions. It is only somewhat later that the downward movement of the second nucleus or the spontaneous clustering of the three lower nuclei is observed. The 1+3 distribution is associated with the peculiarities of growth of the embryo-sac and conditioned by the translocation of the cytoplasm towards its poles.

УДК 581.46 : 633.584.5

Л. Р. Петрова

МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ БАМБУКА *MELOCANNA BAMBUSOIDES* TRIN.

С 12 рисунками

(Получено 15 II 1965)

Тропические бамбуки из рода *Melocanna* Trin., к которым принадлежит исследованный нами вид *M. bambusoides* Trin., отличаются большим морфологическим своеобразием. Особенно интересны очень крупные, сочные, ягодообразные грушевидной формы плоды *Melocanna*, совершенно непохожие на плоды-зерновки огромного большинства других родов злаков. Ареал бамбуков рода *Melocanna* очень небольшой. Это исключительно тропические растения, произрастающие в Индии, Индонезии (на о. Ява), в Бирме и Малайе.

Melocanna bambusoides обитает в условиях влажного тропического климата и хорошо к ним приспособлен. Устройство плода и семени сильно специализировано. Плод имеет мясистый перикарпий, выполняющий защитную и запасающую функцию. Эндосперм сохраняется лишь в виде сухой бесформенной пленки. Очень сильно развивается щиток, который до некоторой степени заменяет эндосперм и выполняет свою основную функцию гаустория. При таком строении плода проросток, падая на землю, может сразу продолжать свой дальнейший рост, не подвергаясь опасности высыхания. Возможно, эта особенность плода была присуща еще предкам *M. bambusoides*. Поэтому не случайно этот род многими исследователями принимается за один из наиболее примитивных родов злаков.

Однако морфология и анатомия репродуктивных органов этого замечательного злака вплоть до настоящего времени еще очень мало изучена. Между тем подобного рода исследования могли бы в значительной степени способствовать выяснению целого ряда вопросов, касающихся филогении всего семейства злаков, которое, как известно, занимает очень обособленное положение в системе цветковых растений.

В литературе имеются лишь отрывочные сведения по морфологии *M. bambusoides* (Gamble, 1896; Stapf, 1904; Arber, 1926, 1934; Holttum, 1956; Яковлев, 1965). Перечисленные авторы ограничились лишь кратким описанием отдельных частей колоска без детального их анализа. Однако ветвление соцветий некоторых видов другого рода трибы *Bambuseae* — *Schizostachyum* описано Мак Клюром (Mc Clure, 1934, 1935). Он дает довольно подробную схему ветвления соцветия, хотя и без детального анатомо-морфологического разбора.

Нами были проведены анатомо-морфологические исследования соцветия и отдельных колосков *M. bambusoides*, изучалось строение чешуй соцветия и колоска, а также исследовался гинецей. Материал для этого исследования был любезно предоставлен нам М. С. Яковлевым, который привез его из Индонезии.

M. bambusoides представляет собой вечнозеленый древесный бамбук.

С о ц в е т и е развивается в пазухе влагалищного листа на главном стебле. Оно довольно большого размера и более сложного строения, чем соцветия большинства других бамбуков (например, представителей родов *Sasa* M., *Phyllostachys* S., *Arundinaria* M. и др.) (рис. 1).

На первый взгляд соцветие *M. bambusoides* напоминает очень крупную сложную метелку. Однако сходство с настоящей метелкой здесь чисто поверхностное. Настоящая метелка (panicula) является рацемозным (ботрическим) соцветием типа сложной кисти, главная ось которой долго растет в длину и дает расположенные на разной высоте боковые ветви, в свою очередь ветвящиеся, т. е. ветвление у нее моноподиальное. Порядок распускания цветков в колоске и колосков в общем соцветии акропетальный. Верхушечный цветок в колоске и верхушечный колосок в общем соцветии распускаются последними.

M. bambusoides, на наш взгляд, имеет сложное цимозное соцветие типа плейохазия, состоящего из одноцветковых колосков, собранных в монохазии, иногда дихазии или трихазии (рис. 2). В отличие от метелки развитие и рост всех одноцветковых колосков в соцветии идет от верхушки к основанию, т. е. базипетально. У *M. bambusoides* более сформированные колоски находятся на верхушке веточек II, III и IV порядка. В основании веточек соцветия располагается наиболее слабо развитый колосок. Таким образом, каждая веточка соцветия *M. bambusoides* заканчивается наиболее развитым терминальным одноцветковым колоском. Ветвление главной оси соцветия и осей всех последующих порядков преимущественно симподиальное, так как образование терминального цветка неизбежно ведет к прекращению роста главной оси.



Рис. 1. Внешний вид соцветия *Melocanna bambusoides* Trin.

По внешнему виду отдельная веточка соцветия представляет собою довольно компактное образование, покрытое почти полностью кроющей чешуей или кроющим листом (bractea).

Чуть выше на оси веточки соцветия располагается предлист или профилл (prophyllum) (рис. 3, *А*).

Каждая веточка II, III, IV порядка имеет также предлист и кроющий лист, который в начальной фазе формирования репродуктивных органов свернут в трубочку и полностью закрывает веточку соответствующего порядка.

Роль кроющих чешуй и предлистьев, по-видимому, сводится к защите частей соцветия *M. bambusoides* от неблагоприятных внешних воздействий. На веточках последнего порядка располагается от 3 до 4 сидячих одноцветковых колосков. В основании колосков, за исключением верхнего, находятся нижняя и верхняя колосковые чешуи. Верхний колосок имеет только одну (нижнюю) колосковую чешую, 2 цветковые чешуи, 6 тычинок и гинецей. Вся веточка соцветия *M. bambusoides* увенчивается таким довольно крупным колоском с хорошо развитым цветком (рис. 3, *Б*).

К р о ю щ а я ч е ш у я соцветия очень жесткая, свернута у основания так, что один край ее налегает на другой. На верхушке ее имеется очень короткая прямая ость. Жилкование обильное, параллельное. Жилки

располагаются парами, главную жилку выделить трудно. Волоски, образующие густое коричневое опушение, развиты лишь в верхней части чешуи с ее внутренней стороны. Остальная часть чешуи совершенно голая (рис. 4, *А*, *В*).

На поперечном срезе, сделанном через среднюю часть кроющей чешуи (рис. 5, *А*), видно, что клетки наружного эпидермиса имеют очень толстую оболочку. В ней хорошо заметна слоистость. Снаружи эпидермис покрыт слоем кутикулы. Под эпидермисом располагается мощный слой механической ткани, которая образует почти сплошное кольцо вдоль всей чешуи, прерываясь лишь несколькими тонкостенными клетками. Над проводящими пучками механическая ткань многослойна (3—4 ряда). Толстостенный наружный эпидермис и хорошо развитая механическая ткань придают кроющей чешуе жесткость и плотность. Наружные части оболочки клеток эпидермиса пронизаны большим количеством простых пор, способствующих связи внутренних тканей чешуи с внешней средой. Кроме того, наблюдается образование густо расположенных парных клеток (рис. 6, *А*). Развитие мощной системы пор свидетельствует также о ясно выраженном гидроцитном характере эпидермиса, который помимо защитной роли выполняет, видимо, и важную роль в водном режиме соцветия *M. bambusoides*.

Рис. 2. Схема ветвления соцветия *Melocanna bambusoides* Trin.
Черные кружочки — одноцветковые колоски.

Проводящие пучки кроющей чешуи незначительных размеров. В них можно различить небольшой участок флоэмы и 2—3 сосуда. Остальная ткань этой чешуи представлена паренхимными тонкостенными клетками, содержащими зеленые пластиды. Клетки этой ассимиляционной паренхимы крупные, с небольшими межклетниками. Внутренний эпидермис чешуи мелкоклетный и тонкостенный, кутикула отсутствует.

Предлист. Размеры его примерно в 2.5 раза меньше размеров кроющего листа. Он очень нежный, почти прозрачный, сложен лодочкой. Верхушка предлиста чуть заостренная. Жилкование параллельное, едва заметное. Вдоль главной жилки эта чешуя покрыта сравнительно длинными, прямыми волосками (рис. 4, *Б*, *Г*).

Наружный эпидермис предлиста состоит из узких сильно вытянутых клеток с извилистыми оболочками. Парные клетки располагаются редко, пористость слабо выражена (рис. 6, *Б*).

Одноцветковый терминальный колосок в отличие от остальных колосков имеет только одну (нижнюю) колосковую чешую, довольно крупную, свернутую в трубочку, которая плотно прикрывает цветок (рис. 7). На верхушке колосковая чешуя довольно сильно сужена и заканчивается короткой голой остью. Опушение имеется только в верхней части чешуи с внутренней ее стороны, как это мы видели у кроющей чешуи веточки соцветия, описанной нами выше. Жилки располагаются парами, параллельно друг к другу и хорошо заметны (рис. 4, *Ж*). Клетки наружного эпидермиса этой чешуи тонкостенные, покрыты тонким слоем

кутикулы, сквозь которую хорошо видны густо расположенные вдоль жилок и между ними парные клетки; последние снаружи чешуи имеют вид темных бугорков. Основная ткань чешуи представлена хлорофиллоносной паренхимой, состоящей из крупных клеток с межклетниками. В клетках

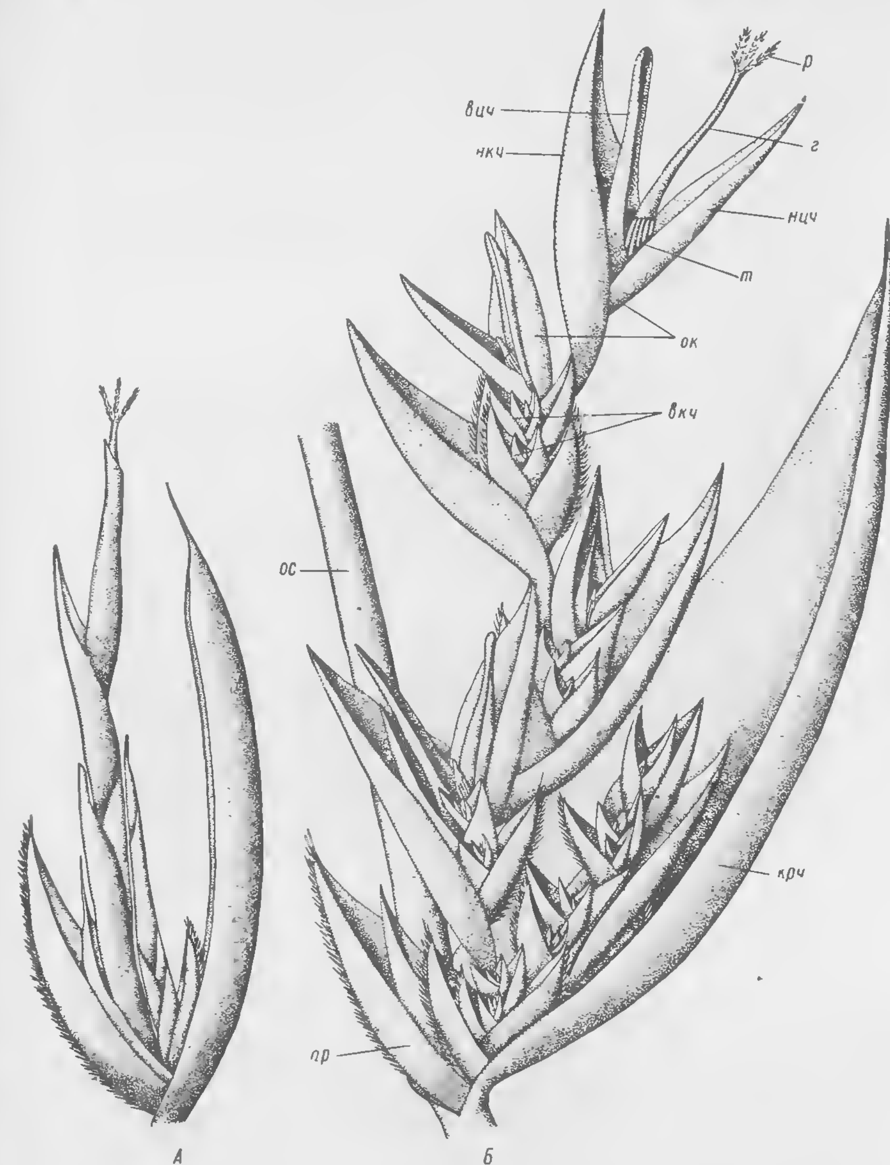


Рис. 3. Строение отдельной веточки соцветия *Melocanna bambusoides* Trin.
А — внешний вид; *Б* — в развернутом виде; *крч* — кроющая чешуя; *пр* — предлист; *ок* — одноцветковый колосок; *ос* — ось соцветия; *нкч* — нижняя колосковая чешуя; *вкч* — верхняя колосковая чешуя; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *г* — гинецей; *т* — тычинки; *р* — рыльце.

содержатся зеленые пластиды овальной формы, довольно крупные, но немногочисленные. Внутренний эпидермис также тонкостенный, мелкоклетный, кутикула отсутствует. Механическая ткань совершенно не развита. Эта чешуя, по-видимому, выполняет исключительно роль фотосинтезирующего органа (рис. 5, *Б*).

За нижней колосковой чешуей располагаются нижняя (lemma) и верхняя (palea) цветковые чешуи. Они имеют своеобразное строение по сравнению с подобными чешуями других злаков.

Прежде всего как та, так и другая чешуи свернуты в трубочку вокруг андроцея и гинецея; они очень нежные, почти прозрачные, совершенно голые, с хорошо выраженным параллельным жилкованием (рис. 4, *Д*, *Е*; рис. 7, рис. 8, *А*).

Нижняя цветковая чешуя продолговато-ланцетовидная, в верхней части слегка заостренная, с многочисленными жилками.

У этой чешуи можно различить наружный и внутренний эпидермис, слабо выраженную механическую ткань и ассимиляционную ткань, составляющую основную массу чешуи (рис. 5, *В*). Если у других злаков (Александров и Александрова, 1940а, 1940б, 1951; Петрова, 1958) нижняя



Рис. 4. Внешний вид чешуй *Melocanna bambusoides* Trin.

А и *Б* — кроющая чешуя и предлист веточки соцветия I порядка; *В* и *Г* — кроющая чешуя и предлист веточки соцветия II порядка; *Д* — нижняя цветковая чешуя; *Е* — верхняя цветковая чешуя; *Ж* — нижняя колосковая чешуя.

цветковая чешуя имеет мощную гидроцитную систему, то у *M. bambusoides* подобная гидроцитная система отсутствует. Почти все клетки чешуи заполнены зелеными пластидами, расположенными в тяжах плазмы, и представляют собою ассимиляционную ткань. Эта ткань состоит из крупных, округлой формы паренхимных клеток с небольшими межклетниками. Проводящих пучков 7. Пучки небольшие, в них можно различить кольчатые и спиральные сосуды и клетки флоэмы. Клетки внутреннего эпидермиса довольно мелкие, тонкостенные, по размерам и строению они не отличаются от клеток наружного эпидермиса. У других же злаков (*Triticum*, *Hordeum*, *Poa*, *Pseudosasa* и др.) наружный и внутренний эпидермис цветковых чешуй резко отличаются друг от друга по структурным особенностям: в то время как наружный эпидермис толстостенный и представляет собою хорошо сформированную гидроцитную ткань с отчетливо выраженной пористостью, клетки внутреннего эпидермиса крупные, тонкостенные, с большими вакуолями и тонким слоем протоплазмы.

Верхняя цветковая чешуя (рис. 5, *Г*) по внешнему виду напоминает нижнюю цветковую чешую, в то время как у большинства других злаков (*Triticum*, *Hordeum*, *Poa*, *Pseudosasa* и др.) верхняя цветковая чешуя характеризуется двукилевостью и имеет своеобразную форму: сильно разрастается середина чешуи, удлиняются и несколько заостряются углы складок, в которых возникают 2 сосудисто-волокнистых пучка, окруженные небольшими участками ассимиляционной ткани. Кроме того, у верхней цветковой чешуи *M. bambusoides* насчитывается 4 проводящих пучка, а не 2, как у других злаков (рис. 5, *Г*).

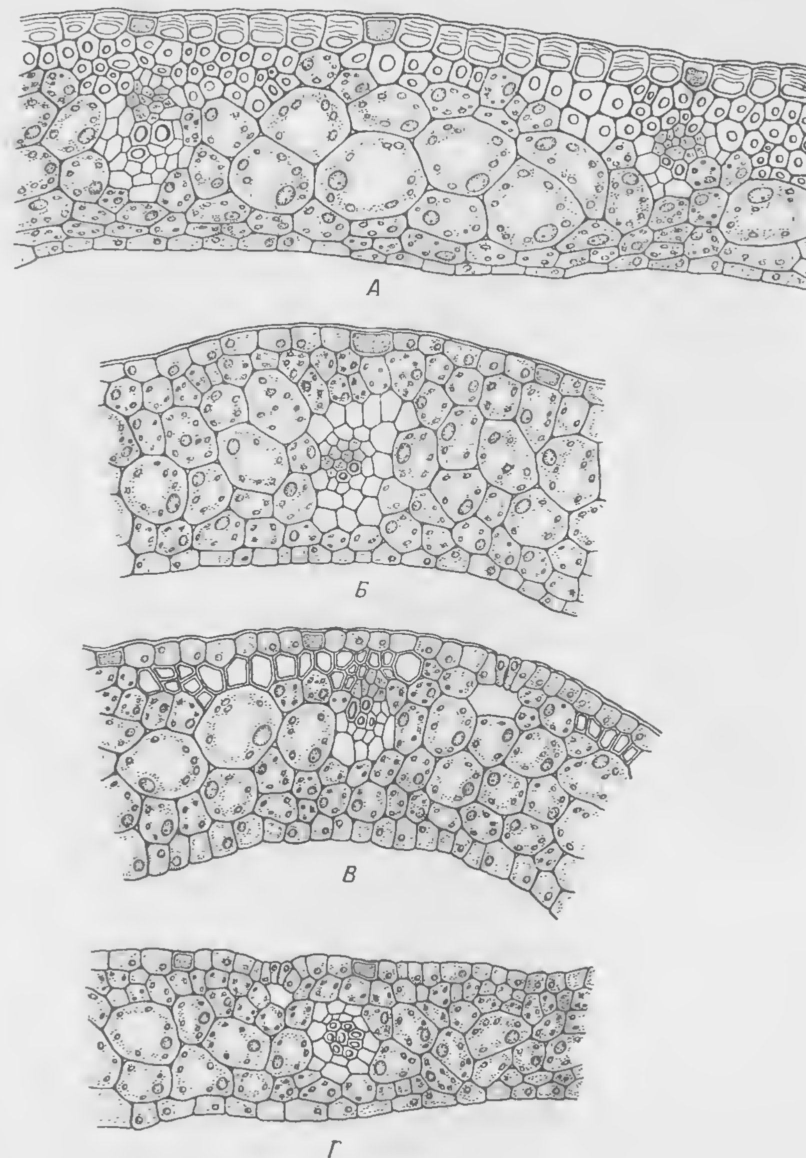


Рис. 5. Поперечный срез чешуй соцветия *Melocanna bambusoides* Trin.

А — кроющая чешуя соцветия; *Б* — нижняя колосковая чешуя; *В* — нижняя цветковая чешуя; *Г* — верхняя цветковая чешуя.

Такое морфологическое своеобразие цветковых чешуй *M. bambusoides*, видимо, связано с длительной эволюцией этого вида в условиях влажного тропического климата.

Характерной особенностью колоска *M. bambusoides* является отсутствие вполне сформированных лодикул. В цветке между внутренней цветковой чешуей и тычинкой можно наблюдать лишь одну сильно редуцированную лодикулу в виде небольшого чешуевидного выроста (рис. 8, *Б*). Она хорошо заметна на поперечных срезах цветка. Не удалось обнаружить редуцированную лодикулу также и на продольном срезе. Редукция лодикул имеет

место и у других злаков. Так, отмечено отсутствие лодикул у лисохвоста *Alopecurus geniculatus* L. и душистого колоска *Anthoxanthum odoratum* L.

На отсутствие лодикул у некоторых бамбуков указывает также Мак Клюр (Mc Clure, 1935) — их нет у большинства *Schizostahyum*, за исключением *S. chinense*.

Редукцию лодикул у *M. bambusoides*, как и у других злаков (у которых это имеет место), можно связать со структурными особенностями остальных частей колоска, в частности цветковых чешуй, подавляющих развитие лодикул.

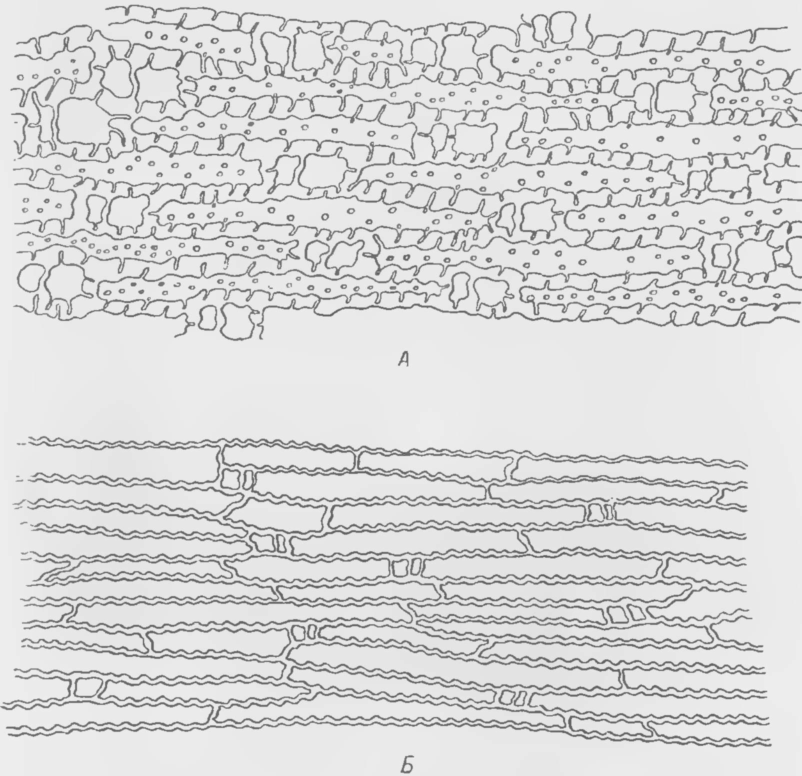


Рис. 6. Наружный эпидермис кроющей чешуи (*А*) и предлиста (*Б*) соцветия *Melocanna bambusoides* Trin.

В наружном эпидермисе кроющей чешуи хорошо выражены поры.

Особенности анатомического строения лодикул — наличие густой сети жилок, хлорофиллоносной ткани, эпидермиса, гидроцитной структуры, накопление крахмала и отложение кристаллов оксалата кальция в клетках, а также положение, занимаемое ими по отношению к завязи (они плотно охватывают ее со всех сторон), — позволяют предположить защитную роль лодикул, участие их в регулировании водного режима и в обмене веществ в период развития завязи и зерновки. Как отмечает А. В. Добротворская (1961), лодикулы находятся в тесной коррелятивной зависимости от остальных частей цветка и соцветия. Влияние различных факторов на морфогенез цветка обусловливает развитие одних органов и недоразвитие или полную редукцию других. При таком строении цветка, как у *M. bambusoides*, функции лодикул берут на себя, по-видимому, хорошо развитые цветковые чешуи, закрывающие полностью завязь.

А н д р о ц е й. Непосредственно у основания верхней цветковой чешуи в центре цветка располагаются 6 тычинок. В рассматриваемую нами фазу развития цветка (до цветения) тычиночные нити плоские, довольно короткие. Пыльники крупные, с тупыми верхушками и неравносторонними расщепленными основаниями. Пыльники плотно прилегают к завязи, занимая примерно 1/3 ее.

Г и н е ц е й представляет собой образование с очень длинным цилиндрическим, голым столбиком и трехлопастным рыльцем, далеко выступающим из колоска (рис. 9, *Б*).

Столбик незаметно переходит в несколько расширенную завязь. Он снаружи покрыт эпидермисом, состоящим из вытянутых клеток, покрытым тонким слоем кутикулы. В клетках его находятся округлые ядра. Между эпидермальными клетками четко различимы парные клетки — одна из них наполнена густым содержимым, другая светлая, неправильной формы, без содержимого. Клетки паренхимы, расположенные под эпидермисом, извилистые, с небольшими межклетниками. Оболочки их тонкие, ядра расположены у стенки клетки, обычно с одним ядрышком. В клетках содержится большое количество зеленых пластид небольших размеров. Канал столбика выстлан проводниковой тканью, формирующейся из эпидермальных и субэпидермальных клеток столбика. Проводниковая ткань состоит из вытянутых, плотно расположенных клеток с удлиненными ядрами. Четко выделяется оболочка, пластиды и вакуоли отсутствуют. Вся клетка наполнена густым содержимым (рис. 9, *В*).

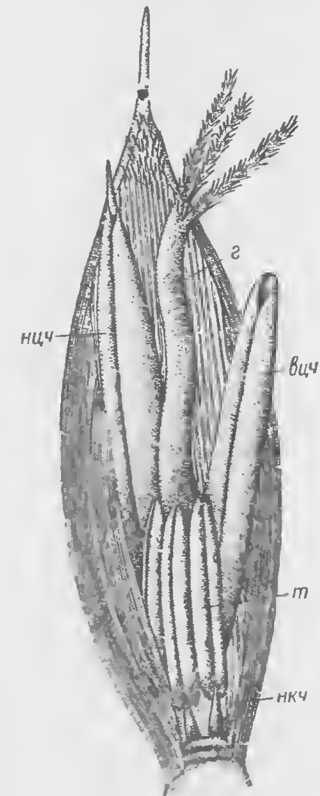


Рис. 7. Терминальный одноцветковый колосок *Melocanna bambusoides* Trin.

нкч — нижняя колосковая чешуя; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *г* — гинецей; *т* — тычинки.

Следует отметить, что нам не удалось найти литературных данных о наличии проводниковой ткани у *M. bambusoides*. Стапф (Stapf, 1904), который изучал это растение, пишет, что он не может ничего сказать о том, как попадают пыльцевые трубки в полость зародышевого мешка, поскольку не видел никаких следов их в завязи, а также не наблюдал никаких признаков канала рыльца и проводниковой ткани. Нам удалось проследить эту ткань в столбике у *M. bambusoides* как на продольных, так и на поперечных серийных срезах.

Говоря о столбике, следует отметить, что у *M. bambusoides* он очень хорошо выражен в отличие от большинства других злаков. Он сформировался, на наш взгляд, в результате вытягивания и срастания краев плодолистика в его верхней части. Лопасти рыльца образовались путем расщепления верхней части плодолистика. В этом отношении мы не можем согласиться с Н. Н. Каденом (1959), который считает, что злаки не имеют обычных рылец и столбиков. Он полагает, что рыльца у них развиваются путем вытягивания одного или нескольких бугорков, закладывающихся наверху спинной стороны зачатка пестика не в самом начале развития, но на сравнительно более поздней фазе онтогенеза.

Завязь по своей длине раз в пять меньше столбика, у основания более или менее шестигранная, совершенно голая. Паренхимные клетки стенки завязи очень мелкие, с небольшими межклетниками. В клетке хорошо различимо ядро, крупная вакуоля, в тяжах плазмы зеленые пластиды. Эпидермис однослойный, толстостенный, покрыт тонким слоем кутикулы. Под эпидермисом расположен один слой субэпидермальных, также толстостенных клеток (рис. 9, *Г*).

Единственная семяпочка расположена на месте смыкания краев плодолистика, т. е. на брюшном шве. Она занимает боковое положение в гне-

зде завязи по отношению к ее продольной оси. Плацентация париетальная. Семяпочка *M. bambusoides*, как и других злаков, характеризуется сильно разросшимся в ширину фуникулусом, при этом настолько коротким, что плацента и халаза срастаются в одно общее образование — плаценто-халазу. Данное понятие ввел впервые В. Г. Александров (1943) в результате исследования истории развития и морфологии зерновки типа ячменевых. В зрелой завязи семяпочка достигает 1—1.5 мм в длину и в целом ее диаметр составляет $^1/_3$ или $^1/_4$ диаметра завязи. Семяпочка *M. bambusoides*, как и других злаков, ана-кампилотропная, повернута только на 140—150°, т. е. не полностью, крассинуцеллятная.

Характерной особенностью семяпочки *M. bambusoides* является то, что у нее редуцированы интегументы. На ранней стадии формирования семяпочек обнаруживаются рудименты интегументов в виде небольших выступов. У вполне зрелой разросшейся семяпочки интегументы даже в виде рудиментов становятся незаметными. Нуцеллус хорошо выражен. Клетки эпидермального и субэпидермального слоев несколько крупнее остальных клеток нуцеллуса и носят железистый характер. Они содержат крупные ядра с многочисленными ядрышками и густую плазму.

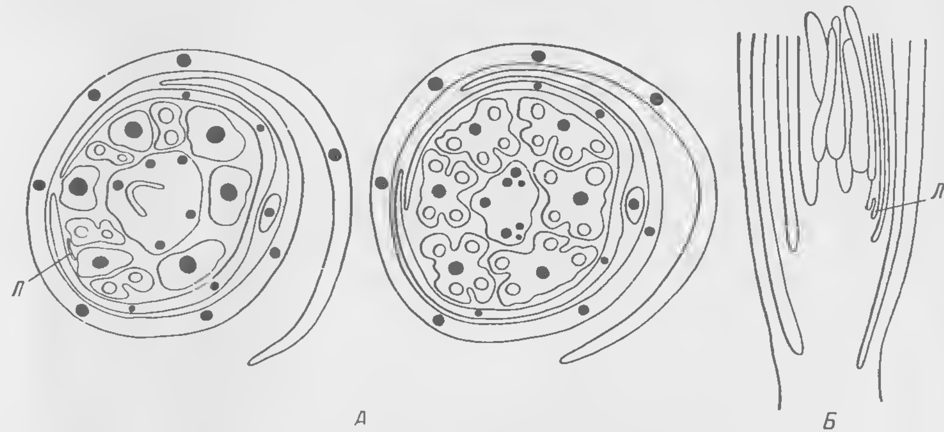


Рис. 8. Схема поперечного (*А*) и продольного (*Б*) срезов цветка *Melocanna bambusoides* Trin.; видны цветковые чешуи, тычинки и пестик (*л* — лодикула).

Зародышевый мешок довольно большой. Яйцевой аппарат хорошо выражен. Синергиды имеют вытянутую форму, ядра лежат в их верхней половине. Яйцеклетка крупная, вакуолизированная, с ядром, лежащим в нижней стороне. 2 полярных ядра прижаты друг к другу и лежат в тяже протоплазмы в районе антиподального аппарата, в то время как у большинства злаков полярные ядра располагаются около яйцевого аппарата. Антиподы в зародышевом мешке занимают латеральное положение (рис. 9, *А*).

К сожалению из-за недостатка материала нам не удалось проследить развитие семяпочки; поэтому изложенные сведения о морфологии семяпочки *M. bambusoides* являются предварительными и требуют еще тщательного дополнительного исследования.

Наиболее детально нами была изучена п р о в о д я щ а я с и с т е м а г и н е ц е я *M. bambusoides*.

Завязь большинства злаков содержит 4 проводящих пучка, выходящих из стели цветоножки, имеющей цилиндрическую форму. Об этом свидетельствуют работы Арбер (Arber, 1926, 1929), Чандры (Chandra, 1958, 1962, 1963, 1964), а также наши исследования по морфологии гинецея у *Hordeum vulgare* L. (Савченко и Петрова, 1963).

Чандра исследовал васкулярную анатомию колоска более чем 35 видов, принадлежащих к 7 трибам злаков, в том числе и трибу *Hordeae*. Он изучал васкулярную систему колоска, чтобы установить различия у подсем. *Pooideae* и *Panicoideae*.

На рис. 10 представлена схема проводящей системы гинецея у двух представителей подсемейства *Pooideae* из триб *Hordea* Both. (*Hordeum vulgare* L.) и *Festuceae* Nees (*Poa annua* L.).

Как видно из рисунка, в гинецее этих злаков проходит 1 брюшной пучок, доставляющий питательные вещества семяпочке, 2 боковых, продолжающихся в лопасти рыльца и 1 спинной пучок, развитый наиболее слабо. Он обычно кончается слепо в верхней части завязи (у представителей трибы *Hordeae*, в том числе и у *Triticum*), а часто и совсем не развивается (у представителей трибы *Festuceae*).

У представителей же *Bambuseae*, в том числе у *M. bambusoides*, спинной пучок продолжается в третью лопасть рыльца. У *Bambuseae*, кроме обычного 4-пучкового типа строения завязи, встречаются также 5- и 6-пучковые типы. Так Арбер (Arber, 1926, 1927, 1929) наблюдала 6 пучков в завязи у *Cephalostachyum virgatum* и у *Bambusa nana*. Мы наблюдали 5 пучков в завязи у *Pleioblasthus simoni* и *Phylostachys bambusoides*. Чандра (Chandra, 1963) в работе о природе гинецея злаков на примере бамбука *Dendrocalamus hamiltonii* показал интересные вариации в проводящей системе гинецея. Он наблюдал 4-пучковый, 5-пучковый и 6-пучковый гинецей.

Нами на основании поперечных сериальных срезов составлена схема скелета проводящей системы гинецея *M. bambusoides* (рис. 11, 12).

Как видно из рисунков, проводящая система гинецея данного вида по сравнению с проводящей системой гинецея других злаков отличается большой разветвленностью и многочисленными пучками. Среди огромного числа пучков можно выделить 1 спинной пучок, 2 боковых и брюшной. Все эти пучки берут начало от стели, имеющей на поперечном срезе цилиндрическую форму.

Спинной пучок проходит вдоль завязи, входит в столбик и заканчивается в одной из лопастей рыльца, не образуя на пути своего следования ответвлений.

2 боковых пучка также проходят вдоль стенки завязи, продолжаются в столбике и каждый заканчивается в лопасти рыльца. В отличие от спинного пучка боковые пучки на уровне нижней части завязи дают по одному ответвлению, которые сливаются с основным брюшным тяжем. У основания столбика от боковых пучков вновь начинают ответвляться по нескольку пучков; они тянутся вдоль столбика и постепенно анастомозируют с другими пучками. У основания лопастей рыльца наблюдается вторичное ветвление боковых пучков, они также анастомозируют с другими пучками, так что в каждую лопасть рыльца проходит по одному пучку.

У *M. bambusoides* наблюдается своеобразное, довольно сильное ветвление брюшного пучка на множество плацентарных, которые тянутся от основания завязи до ее верхушки. На уровне верхней части полости завязи все эти плацентарные пучки сливаются в единый тяж, который заканчивается слепо.

Таким образом, с помощью обильно разветвленных плацентарных пучков снабжается единственная семяпочка.

Вдоль стенки завязи тянется еще сеть проводящих пучков, которые также то ветвятся, то анастомозируют. Сильная разветвленность проводящих пучков наблюдается главным образом в нижней и средней части завязи. Особенно это хорошо заметно на поперечных срезах, на которых видно, что пучки образуют как бы сплошное кольцо в нижней части завязи и вокруг семяпочки. В верхней части завязи уже наблюдается слабая разветвленность пучков, а в столбик продолжаются лишь спинной пучок, 2 боковых и 3 пучка, образовавшиеся в результате слияния пучков, пронизывающих стенку завязи.

На основании анализа проводящей системы гинецея *M. bambusoides* можно, как нам кажется, высказать некоторые предположения относительно числа плодолистиков, образующих завязь злаков.

До сих пор нет единого мнения по этому вопросу. Н. Н. Каден (1958а, 1958б, 1959), обосновывая апокарпию гинецея злаков по данным сравни-

тельной морфологии, анатомии, онтогении и тератологии, свел в своих работах существующие гипотезы относительно природы гинецея злаков к трем основным гипотезам.

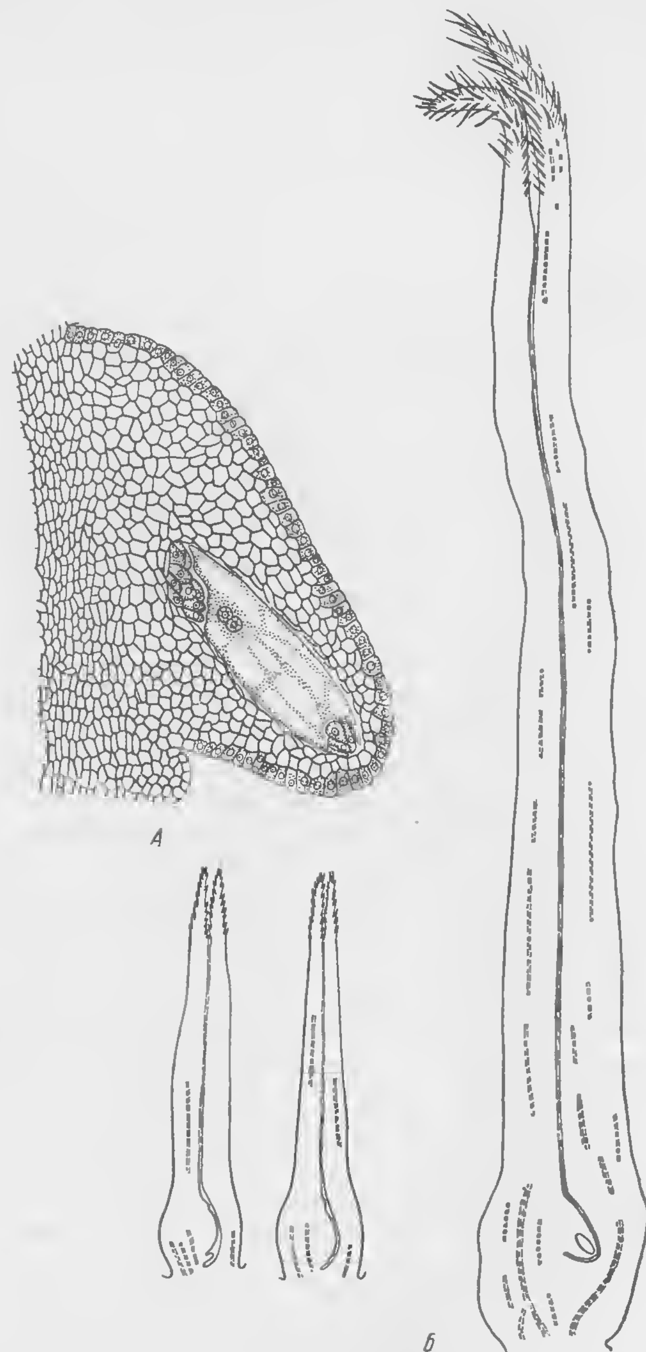


Рис. 9. Гинецей *Melocanna bambusoides* Trin. продольный срез).
А — семяпочка; *Б* — весь гинецей.

Согласно первой гипотезе, гинецей злаков рассматривается как образование, состоящее из 2 или 3 плодолистиков. Этой точки зрения придерживаются многие исследователи (Poindexter, 1903; Walker, 1906; Schuster, 1910; Goebel, 1933; Arber, 1934; Eckardt, 1937, 1938; Александров, 1943; Тахтаджян, 1948, 1964) и авторы почти всех современных учебников и учебных пособий.

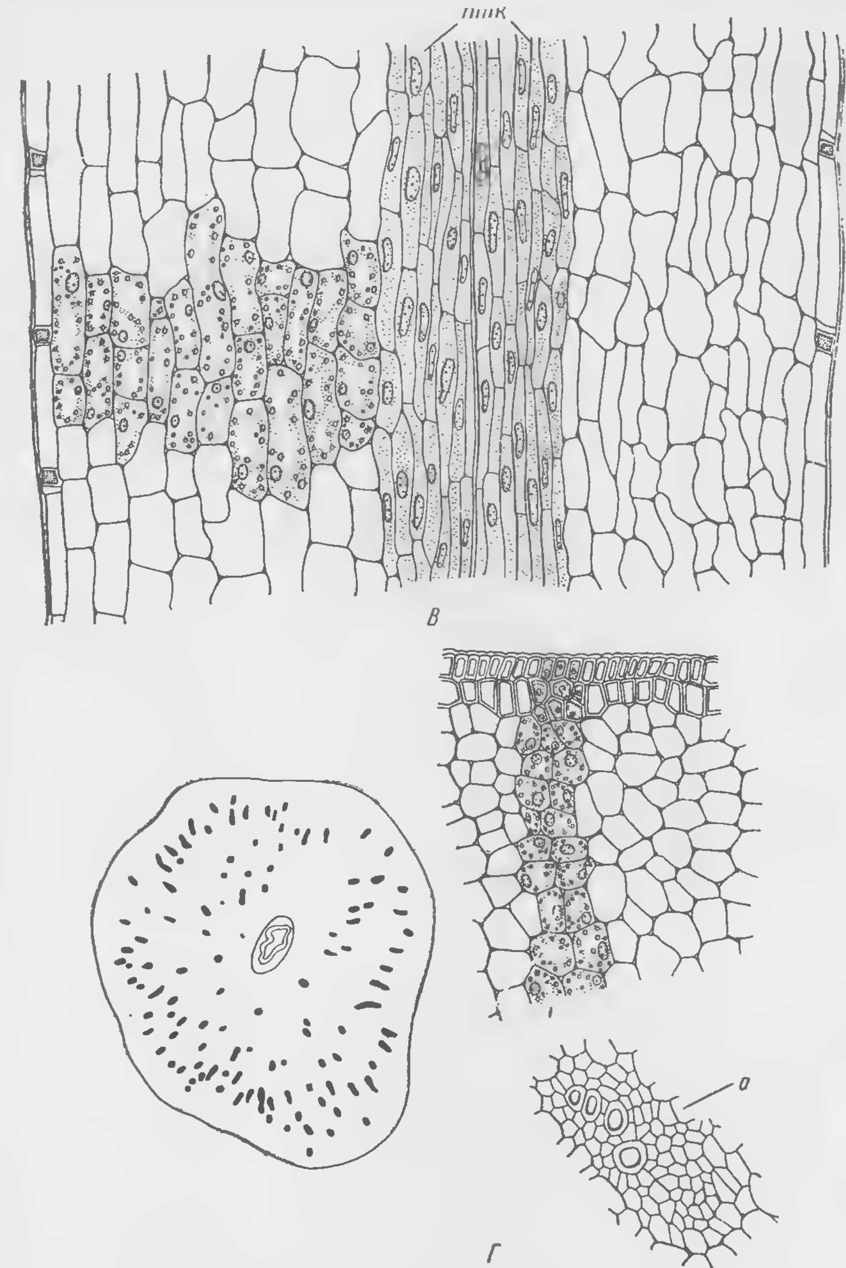


Рис. 9 (*продолжение*).

В — продольный срез через столбик, видна проводниковая ткань); *Г* — поперечный срез стенки завязи в фазу формирования эндосперма (*в центре*) (*а* — поперечный срез через проводящий пучок).

Согласно второй гипотезе, гинецей злаков рассматривается как образование, состоящее из 4 или 6 плодолистиков. Они располагаются по 3 в 2 круга (Saunders, 1937, 1939; Barnard, 1957, 1960, и др.).

Согласно третьей гипотезе гинецей злаков считается мономерным, т. е. состоящим из одного плодолистика. На единственном плодолистике

и развивается одна семяпочка. Этой точки зрения придерживается ряд ботаников (Guéguer, 1901; Weatherwax, 1916, 1917, 1955; Müller, 1919; Percival, 1921; Stratton, 1923; Krauss, 1933; Bonnet, 1937, 1940; Смирнов, 1953; Каден, 1958а, 1958б, 1959; Nozeran, 1960; Савченко и Петрова, 1963, и др.).

Вся структура гинецея *M. bambusoides* не позволяет характеризовать его иначе, как мономерный. В первую очередь об этом свидетельствует строение проводящей системы гинецея, в частности отсутствие ветвления спинного пучка, который тянется в рыльце. Если бы было 3 плодолистика, то этот пучок, так же как и другие пучки, давал бы ответвления на пути своего следования.

Хорошо подтверждается представление о мономерности, если рассматривать верхнюю часть столбика, где края плодолистика уже не срастаются, образуется брюшная щель и начинают обособляться 3 лопасти рыльца. Расположение пучков на поперечных срезах в этой части столбика также говорит о мономерности гинецея. На этом уровне гинецея видно, что у *M. bambusoides* имеется только один плодолистик со спинным пучком и боковыми.

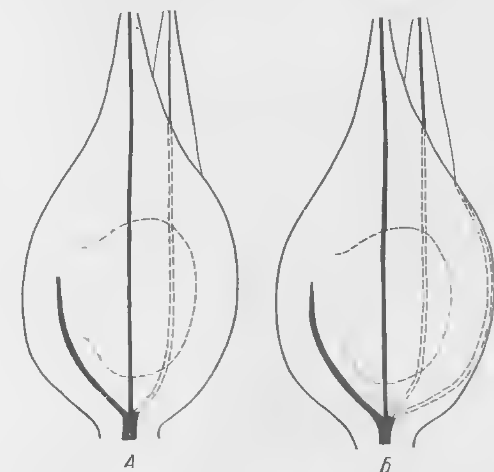


Рис. 10. Проводящая система гинецея представителей трибы *Festuceae* Nees (*А*) и трибы *Hordeae* Both. (*Б*).

Мономерность гинецея *M. bambusoides* можно предположить также из сравнения с лилейными, у которых гинецей бесспорно состоит из 3 плодолистиков. У лилейных пучки повернуты на 120° друг от друга, т. е. каждый занимает $^{1}/_{3}$ окружности. У *M. bambusoides* они повернуты на 90° друг от друга, т. е. каждый занимает $^{1}/_{4}$ окружности. Вместо 4-го пучка у *M. bambusoides* находится брюшная щель, т. е. несросшиеся края плодолистика.

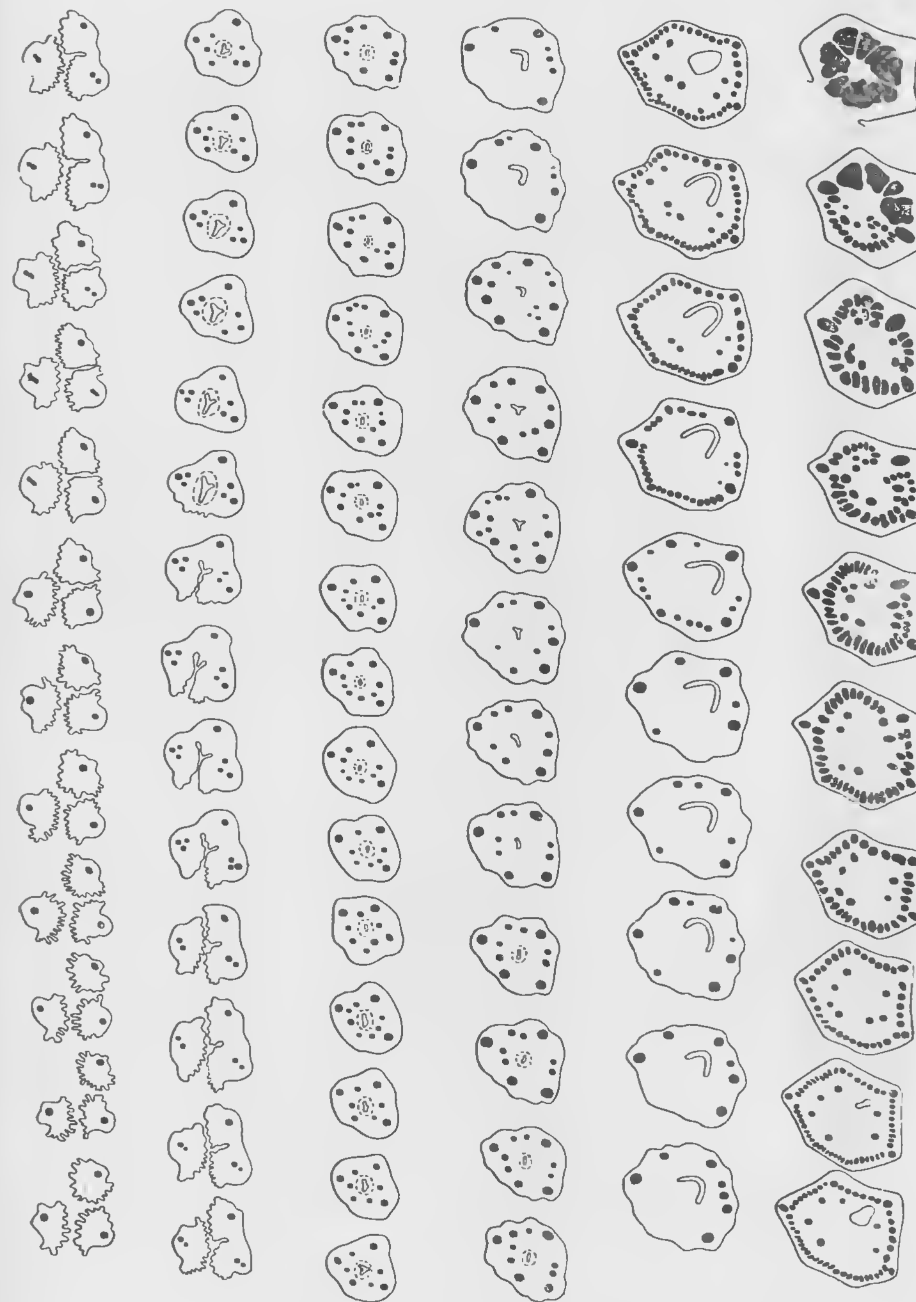
На основании анатомо-морфологического исследования репродуктивных органов *M. bambusoides* мы пришли к заключению, что этот вид бамбука имеет ряд морфологических особенностей, отличающих его от большинства других злаков.

M. bambusoides имеет сложное цимозное соцветие типа плейохазия, у которого верхушечные одноцветковые колоски подверглись сильной редукции по сравнению с другими бамбуками.

Как известно, колоски древних злаков были многоцветковыми. Верхушечный одноцветковый колосок *M. bambusoides* представляет собой, видимо, нижний цветок многоцветкового колоска предковых форм. У этого колоска в процессе длительной эволюции произошла редукция верхней колосковой чешуи, лодикул, интегументов семяпочки, в то время как у остальных одноцветковых колосков соцветия верхняя колосковая чешуя сохранилась.

Положение кроющих чешуй соцветия, предлистьев, нижней колосковой чешуи, цветковых чешуй (свернутость вокруг веточки соцветия, цветка, андроцея и гинецея в начальной стадии развития) способствует защите частей соцветия от неблагоприятных внешних условий. Помимо защитной роли, кроющие чешуи соцветия и предлистья играют роль в водном режиме растений благодаря наличию хорошо развитой гидроцитной ткани.

Колосковая и цветковые чешуи выполняют также ассимиляционную функцию.


Рис. 11. Поперечные серийные срезы гинецея *Melocanna bambusoides* от основания к верхушке.

Во втором ряду слева — семяпочка; *в третьем пятом рядах* — проводящая ткань.

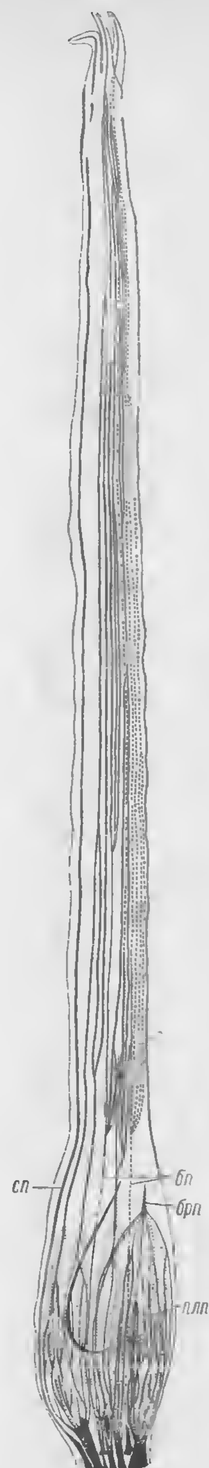


Рис. 12. Проводящая система гинецея *Melocanna bambusoides* на продольном срезе.

сп — спинной пучок; *бп* — боковые пучки; *брп* — брюшной пучок; *плп* — плацентарные пучки.

Цветковые чешуи *M. bambusoides* по своей структуре отличаются от цветковых чешуй других злаков. Такие признаки, как отсутствие двукилевости верхней цветковой чешуи и наличие в ней 4 проводящих пучков вместо 2; отсутствие гидроцитной системы в нижней цветковой чешуе, отсутствие различий в строении верхнего и нижнего эпидермиса в цветковых чешуях, видимо, появились в процессе приспособительной эволюции этого вида бамбука в условиях влажного тропического климата.

Заслуживает особого внимания морфология гинецея *M. bambusoides*.

Прежде всего можно отметить наличие типичного столбика, который образовался в результате вытягивания верхушки плодолистика и срастания его краев. В центре столбика тянется проводниковая ткань, имеющая железистый характер. Она переходит в отдельные лопасти рыльца и находится в тесной связи с железистыми волосками (papilla) рыльца, расположенными по всей ее поверхности.

При отсутствии интегументов функцию проведения прорастающей пыльцевой трубки в зародышевый мешок выполняют, очевидно, клетки эпидермального и субэпидермального слоев нуцеллуса семяпочки, которые также имеют железистый характер.

Эпидермис стенки завязи, противолежащий семяпочке в микропилярном районе, претерпевает такие же структурные изменения, как клетки эпидермиса нуцеллуса и проводниковой ткани столбика. Таким образом, проведение и прорастание пыльцевой трубки в зародышевый мешок, по-видимому, осуществляется по проводниковой ткани столбика, эпидермальному и субэпидермальному слою нуцеллуса и наружному эпидермису стенки полости завязи, противолежащей семяпочке и плотно прилегающей к ней.

Характер смыкания краев плодолистика в верхней части столбика, расположение и следование проводящих пучков в гинецее, как нам кажется, говорят в пользу его мономерности.

В процессе изучения морфологии и анатомии репродуктивных органов *M. bambusoides* нами обнаружена также сильно выраженная филогенетическая разновозрастность признаков. Такие признаки, как 6 тычинок, наличие длинного столбика и густая сеть проводящих пучков в гинецее, симподиальное ветвление соцветия, ягодообразная зерновка можно считать примитивными признаками. Одноцветковый колосок, отсутствие верхней колосковой чешуи у терминального колоска и эндосперма у семени, редукция лодикул и интегументов — все это, по нашему мнению, подвинутые признаки.

По ряду очень существенных черт строения репродуктивных органов *M. bambusoides* представляет собою одно из наиболее примитивных растений среди бамбуков.

Наличие же ряда подвинутых признаков свидетельствует в то же время о высокой организации рассматриваемого нами вида.

Видимо, этот вид бамбуков имеет свой особый путь эволюции по сравнению с другими видами бамбуков.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1943). История развития и морфология зерновки злака типа ячменевых (*Hordeae*). Сов. бот., 4. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1940а). Физиологическая анатомия колоса пшеницы. Тез. докл. совещ. по физиолог. раст. 28 января—3 февраля 1940 г. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1940б). О некоторых особенностях структуры колосковых и цветковых чешуй пшеницы. ДАН СССР, 27, 5. — Александров В. Г. и О. Г. Александрова. (1951). Морфолого-физиологическая характеристика колоса и зерна пшеницы (роль колоса в развитии зерна и особенности развития зерна голозерных и пленчатых пшениц). Тр. БИНа, сер. VII, 2. — Добротворская А. В. (1961). Морфологические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаковых. Тр. БИНа, сер. VII, 5. — Каден Н. Н. (1958а). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным сравнительной морфологии. Научн. докл. высш. школы, сер. Биолог. наук, 3. — Каден Н. Н. (1958б). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным тератологии. Научн. докл. высш. школы, сер. Биолог. науки, 4. — Каден Н. Н. (1959). Апокарпия гинецея и плода злаков по данным васкулярной анатомии и онтогении. Научн. докл. высш. школы, сер. Биолог. науки, 3. — Петрова Л. Р. (1958). Развитие и анатомо-морфологические особенности цветковых чешуй у *Triticum*. Бот. журн., 8. — Савченко М. И. и Л. Р. Петрова. (1963). Морфология семяпочки ячменя *Hordeum vulgare* L. и некоторые особенности ее развития. Бот. журн., 11. — Смирнов П. А. (1953). Морфологические исследования злаков. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 58, 6. — Тахтаджян А. Л. (1948). Морфологическая эволюция покрытосеменных. — Тахтаджян А. Л. (1964). Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. — (Яковлев М. С.) Jakovlev M. S. (1965). On the Embryology of *Melocanna bambusoides* Trin. Ann. Bogorienses. — Arber A. (1926). Studies in the *Gramineae*. I. The flowers of certain *Bambuseae*. Ann. Bot., XL, CLVIII. — Arber A. (1927). Studies in the *Gramineae*. II. Abnormalities in *Cephalostachyum virgatum* Kurz and their bearing on the interpretation of the bamboo flower. Ann. Bot., XLI. — Arber A. (1929). Studies in the *Gramineae*. VIII. On the organization of the flower in the bamboo. Ann. bot., XLIII, CLXXII. — Arber A. (1934). The *Gramineae*: A study of cereal, bamboo and grass. — Barnard C. (1957). Floral histogenesis in the Monocotyledons. I. The *Gramineae*. Austral J. Bot., 5, 1. — Barnard C. (1960). Floral histogenesis in the Monocotyledons. IV. The *Liliaceae*. Austral J. Bot., 8, 3. — Bonnet O. T. (1937). The development of the oat panicle. J. Agric. Res., 54, 12. — Bonnet O. T. (1940). Development of the staminate and pistillate inflorescences of sweet corn. J. Agricult. Research, 60, 1. — Brongniart A. (1851). Description d'un nouveau genre de graminées du Brésil. Ann. sci. nat., Bot., sér. 3, 16. — Chandra N. (1958). Morphology and vascular anatomy of the Spike of *Mnesithea laevis* (Rets) Kunth. Ind. Bot. Soc., 37. 1. — Chandra N. (1962). Morphological studies in the *Gramineae*. I. Vascular anatomy of the spikelet in the *Pooideae*. Proceed. Nat. Inst. Sci. of India, 28, 6. — Chandra N. (1963). Morphological studies in the *Gramineae*. III. On the Nature of the gynoecium in the *Gramineae*. J. Ind. Bot. Soc., XLII, 2. — Chandra N. (1964). Morphological studies in the *Gramineae*. Vascular anatomy of the spike and spikelets in the *Andropogoneae*. Proceed. Ind. Acad. Sci., LIX, 1. — Eckardt T. (1937). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeciums. Nova Acta Leopoldina. N. F., 5, 26. — Eckardt T. (1938). Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeciums. Nova Acta Leopoldina, 5, 2. — Gamble I. S. (1896). The *Bambuseae* of British India. Ann. Royal bot. garden, 7. — Goebel K. (1933). Organographie der Pflanzen, III. Samenpflanzen 3 Aufl. — Guéguer F. (1901). Anatomie comparée du tissu conducteur du style et du stigmata des Phanérogames. I. J. Bot., XV, 8, 9. — Holttum R. E. (1956). The classification of bamboos. Phytomorphology, 6, 1. — Krauss L. (1933). Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Hordeum*, *Triticum*, *Bromus* und *Poa* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Samenschalen. Jahrbüch. wissenschaft. Bot., 77, 5. — Mc Clure F. A. (1934). The inflorescence in *Schizostachyum*. J. Wash. Acad. Sci., 12. — Mc Clure F. A. (1935). The Chinese species of *Schizostachyum*. Lingnan Sci. J., 14. — Müller E. C. (1919). Development of the pistillate spikelet and fertilization in *Zea mays* L. J. Agr. Res., XVIII, 5. — Noseran R. (1960). Nouvelle interpretation du gynécée des Graminées. Naturalia Monspeliensia Bot., Fasc. II. — Percival J. (1921). The wheat plant. — Poindexter C. C. (1903). The development of the spikelet and grain of corn. Ohio Naturalist, IV, 1. — Saunders E. R. (1937). Floral Morphology, I. — Saunders E. R. (1939). Floral Morphology, 2. — Schuster J. (1910). Über die Morphologie der Grassblüte. Flora, 100, 2. — Stapf O. (1904). On the Fruit of *Melocanna bambusoides* Trin., an endospermless, viviparous genus of Bambuseae. Transact. Linn. Soc., of London. Ser. 2, Bot., 6. — Stratton M. E. (1923). The morphology of the double kernel in *Zea mays* var. *polysperma*. Cornell Univers. Agricult. Exp. Station Memoir, 69. — Walker E. R. (1906). On the structure of the pistils of some grasses. Univers. Nebrasca, 6, 3. — Weatherwax P. (1916). Morphology of the flowers of *Zea mays*. Bull. Torrey Bot. Club, 43, 3. — Weatherwax P. (1917). The development of

the spikelets of *Zea mays*. Bull. Torrey Bot. Club, 44. 10. — W e a t h e r w a x P. (1955). Structure and development of reproductive organs Corn and Corn improvement.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

THE MORPHOLOGY OF THE REPRODUCTIVE ORGANS OF THE BAMBOO (*MELOCANNA BAMBUSOIDES* TRIN.)

By L. R. Petrova

SUMMARY

In the course of the studies of the morphology of the reproductive organs of *Melocanna bambusoides* Trin., a tropical bamboo species, it was established that this species has several peculiar morphological features in which it differs from most other *Gramineae*.

It was also observed that the morphological characters of this species differ widely in the time of their origin. A number of very important structural features of the reproductive organs of *Melocanna bambusoides* suggests this species to be one of the most primitive among the bamboo species. At the same time a number of progressive characters affords the evidence of the advanced organization of this species. Such characters could have originated only in the course of long-lasting adaptive evolution under the conditions of moist tropical climate.

СООБЩЕНИЯ

УДК 616—003.93 : 631.535 : 581.45 : 582.57

Л. Я. Ярвекюльг

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О РЕГЕНЕРАЦИИ ЛИСТОВЫХ ЧЕРЕНКОВ *HYACINTHUS ORIENTALIS* L. И *SCILLA SIBIRICA* ANDR.

С 2 таблицами рисунков

Регенерационные свойства растений привлекали внимание исследователей еще в прошлом веке. Однако в то время главное внимание обращалось на описание процесса укоренения черенков. В дальнейшем исследования в этой области стали носить более глубокий характер. Возникла необходимость изучения самого механизма регенерационных процессов и гистологических изменений, происходящих в растительных тканях. Исследователи наших дней стали проявлять интерес ко многим вопросам регенерационных явлений у растений, таким как тотипотентные свойства клеток, рубцевание ран, возобновление утраченных частей и органов, репродукция адвентивных органов и целого организма; стала изучаться зависимость регенерационных свойств от возраста организма, от его систематической принадлежности и т. п.

В рамках данной статьи рассматривается образование адвентивных корней и луковиц у листовых черенков восточного гиацинта *Hyacinthus orientalis* L. и образование адвентивных луковиц у листовых черенков сибирской пролески *Scilla sibirica* Andr.

Из литературы известно образование адвентивных луковиц у листовых черенков восточного гиацинта (Stingl, 1909) и у изолированных чешуек луковицы некоторых видов *Lilium* (Beijerinck, 1887, — цит. по: Schubert, 1913; Walker, 1940).

По Бейеринку, в возникновении адвентивных луковиц на изолированных чешуйках луковицы принимает участие целая группа клеток, куда входят и клетки эпидермиса. Адвентивные корни возникают из перицикла чешуйки.

Уолкер (Walker, 1940) следующим образом описывает образование адвентивных луковиц на изолированных чешуйках луковицы *Lilium candidum* L. и *L. longiflorum* Thunb. Через несколько дней после операции начинается размножение клеток адаксиальной стороны листа, в результате чего возникает меристематический очаг. Происходит быстрое размножение клеток паренхимы с участием клеток эпидермиса. Возникшая таким образом меристематическая ткань в конце второй недели обнаруживается простым глазом на поверхности листа в виде маленького белого бугорка — зачатка луковицы. Корень берет свое начало из группы паренхиматических клеток, которые находятся вблизи проводящего пучка.

Материал и методика

Исследование проводилось в лаборатории кафедры генетики и дарвинизма Тартуского государственного университета в 1960—1961 гг. В качестве объектов использовались листовые черенки сибирской пролески *Scilla sibirica* и восточного гиацинта *Hyacinthus orientalis*.

Листовые черенки культивировались в закрытых стеклянных сосудах в стерильном влажном песке. Опыт проводился в лабораторных условиях, при естественном освещении и температуре 15—18°.

В процессе культивирования объектов, на базальной части листовых черенков гиацинта возникали как адвентивные корни, так и адвентивные луковицы; на базальной части адаксиальной стороны листовых черенков пролески — адвентивные луковицы.

В целях определения места образования регенератов и характера их развития производился микроскопический анализ, для чего на базальной стороне листьев с интервалом в 3—5 дней брались пробы для фиксации в виде односантиметровых кусочков. Было взято 25 проб. Фиксатором служила смесь Навашина. Срезы производились серийно, с помощью микротома. Толщина срезов 12 μ. Основное направление срезов продольное. Препараты окрашивались железным гематоксилином по Гайденгайну. Всего проанализировано около 200 препаратов.

Регенерация листовых черенков гиацинта

У регенерирующих листовых черенков вблизи поверхности среза происходит образование валика шириной 1.5—3 мм вдоль базального края листа. Спустя некоторое время из валика образуются хорошо развитые адвентивные корни. В это время или чуть позднее немного выше валика невооруженным глазом видно возникновение адвентивных луковиц. Адвентивные луковицы появляются как на адаксиальной, так и на абаксиальной сторонах листа.

В целях лучшего понимания гистологической картины описываемых явлений рассмотрим строение листа на продольном срезе вдоль проводящих сосудов. Так как принципиальных различий в анатомо-гистологическом строении наших объектов не наблюдается, на табл. I, *1* представлен продольный срез листа пролески. Строение участков между эпидермисом и проводящим пучком как адаксиальной, так и абаксиальной сторон листа сходно.

Под эпидермисом находятся 1—2 слоя клеток мезофилла неправильной конфигурации, между которыми имеются межклетники. Затем следуют 1—2 слоя больших удлиненных паренхимных клеток, продольная ось которых параллельна продольной оси листа. По-видимому, эти слои внутренних, примыкающих к проводящему пучку паренхимных клеток и образуют «влагалище» проводящего пучка. Возможно, однако, что «влагалище» его многослойное.

В начале регенерационного процесса в первую очередь активизируются клетки влагалища, которые находятся вблизи поверхности среза. В них заметны митозы (табл. I, *2*), которые сначала происходят так, что новая перегородка клетки возникает перпендикулярно продольной оси клетки. Таким путем длинные клетки влагалища как бы разрезаются на более короткие квадратные клетки, которые начинают размножаться в направлении эпидермиса. В результате этого процесса в базальной стороне листа происходит образование макроскопически видимого валика. Размножение клеток влагалища сопровождается делением клеток флоэмы.

В активизировавшейся области образуются мощные очаги меристематических клеток, которые дают начало адвентивным корням (табл. I, *3*). К этому времени активизируются и субэпидермальные слои клеток мезофилла. В области с активизировавшимися клетками наблюдается также образование меристематических тяжей, где дифференцируются элементы проводящей ткани (табл. I, *4*). Через них возникает связь между адвентивными корнями и проводящим пучком листа и позднее связь с адвентивными луковицами.

Возникновение адвентивных луковиц экзогенное. Они образуются из клеток эпидермиса. При митотическом делении клеток эпидермиса вначале в нем формируется цепочка меристематических клеток (табл. II, *1*). Вскоре после деления вновь возникшие клетки начинают делиться перпендикулярно к поверхности листа и образуется 2—3-слойный зачаток луковицы (табл. II, *2*). Далее деление клеток происходит во всех направлениях и зачатки луковиц становятся видимыми простым глазом в качестве маленьких бугорков (табл. II, *2*).

Регенерация листовых черенков пролески

У листовых черенков пролески на базальной части адаксиальной стороны листа также наблюдается образование адвентивных луковиц. Количество зачатков обычно весьма велико, но только некоторые из них (от 1 до 8) формируются в луковицы. Адвентивные луковицы малодифференцированы. Они состоят из 2—3 чешуек.

Адвентивных корней у листовых черенков пролески, как правило, не возникает. Только в трех случаях было обнаружено образование по одному маленькому, скоро погибающему корешку.

Гистологическая картина возникновения адвентивных луковиц у пролески походит на образование таковых у гиацинта. Но у пролески адвентивные луковицы возникают только из эпидермиса адаксиальной стороны листа и появление их начинается по времени раньше, чем у гиацинта.

Возникновение адвентивных луковиц у листовых черенков пролески и гиацинта имеет сходство с процессом, который М. С. Навашин и Л. М. Макушенко (1956) описали при образовании побега у изолированного гипокотиля льна. Возникновение регенерата во всех трех случаях экзогенное.

У листовых черенков пролески одновременно с размножением клеток эпидермиса начинается деление клеток влагалища; но дальнейшее размножение клеток влагалища у пролески происходит далеко не так интенсивно, как в листовых черенках гиацинта. У пролески начинают размножаться паренхиматические клетки между клетками эпидермиса адаксиальной стороны листа и клетками влагалища. В активизировавшейся области меристематических очагов не возникает, но образуются одиночные тяжи меристематических клеток, где дифференцируются элементы проводящей ткани. При их помощи образуется связь возникающей адвентивной луковицы с проводящим пучком листа.

Интересным фактом, наблюдающимся при регенерации листовых черенков пролески, является амитотическое деление ядер (табл. II, *4*) в тех клетках мезофилла, которые находятся непосредственно под эпидермисом. Делящиеся амитотически ядра были обнаружены в клетках всех изученных нами листовых черенков, независимо от времени культивирования последних. Клетки с амитотически делящимися ядрами не принимают участия в образовании адвентивной луковицы.

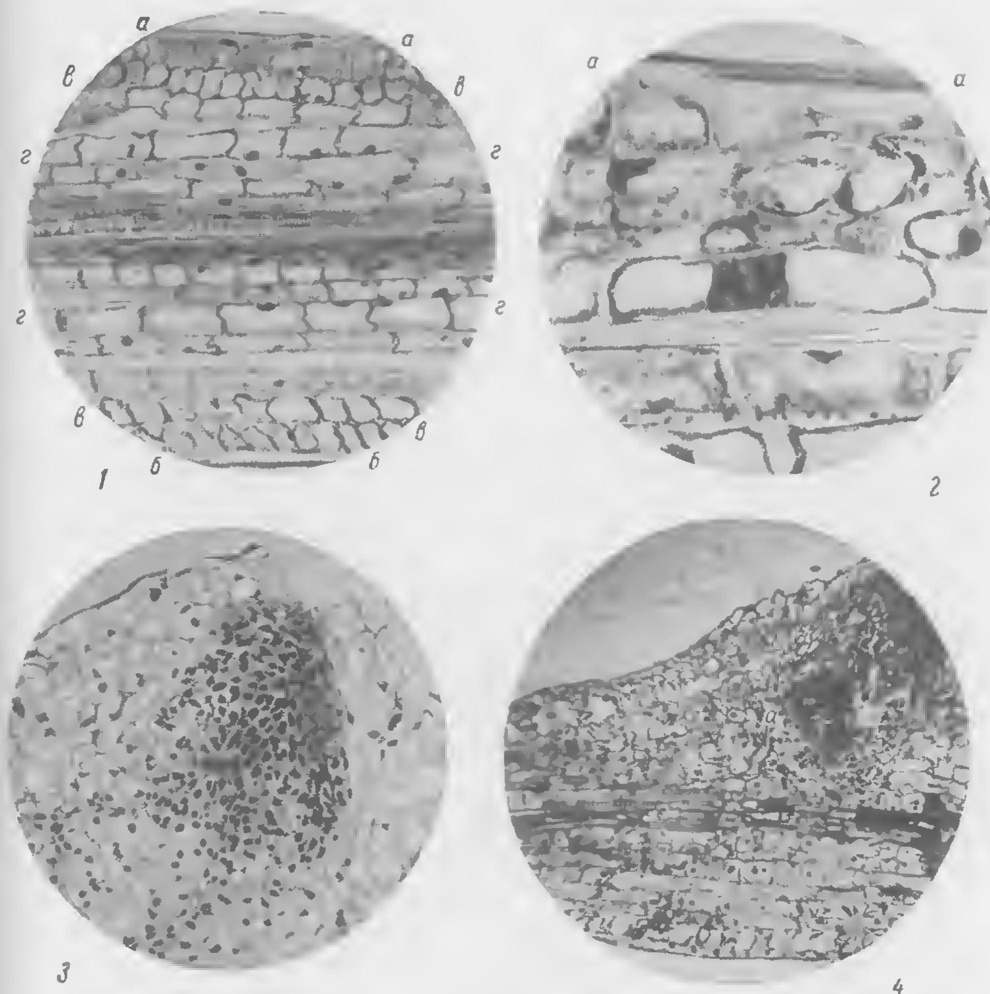


Таблица I

1 — продольный срез базальной части листа сибирской пролески через 8 дней после черенкования (увел. 90). *а* — адаксиальная сторона листа, *б* — абаксиальная сторона листа, *в* — клетки мезофилла, *г* — активизировавшиеся и уже разделившиеся клетки влагалища; *2* — продольный срез листового черенка гиацинта через 22 дня после черенкования (увел. 225). Виден митоз в паренхиматической клетке: *а* — эпидермис; *3* — продольный срез зачатка корня листового черенка гиацинта через 46 дней после черенкования (увел. 90); *4* — продольный срез листового черенка гиацинта в фазе формирования адвентивного корня через 57 дней после черенкования (увел. 525): *а* — новые ксилемные элементы.

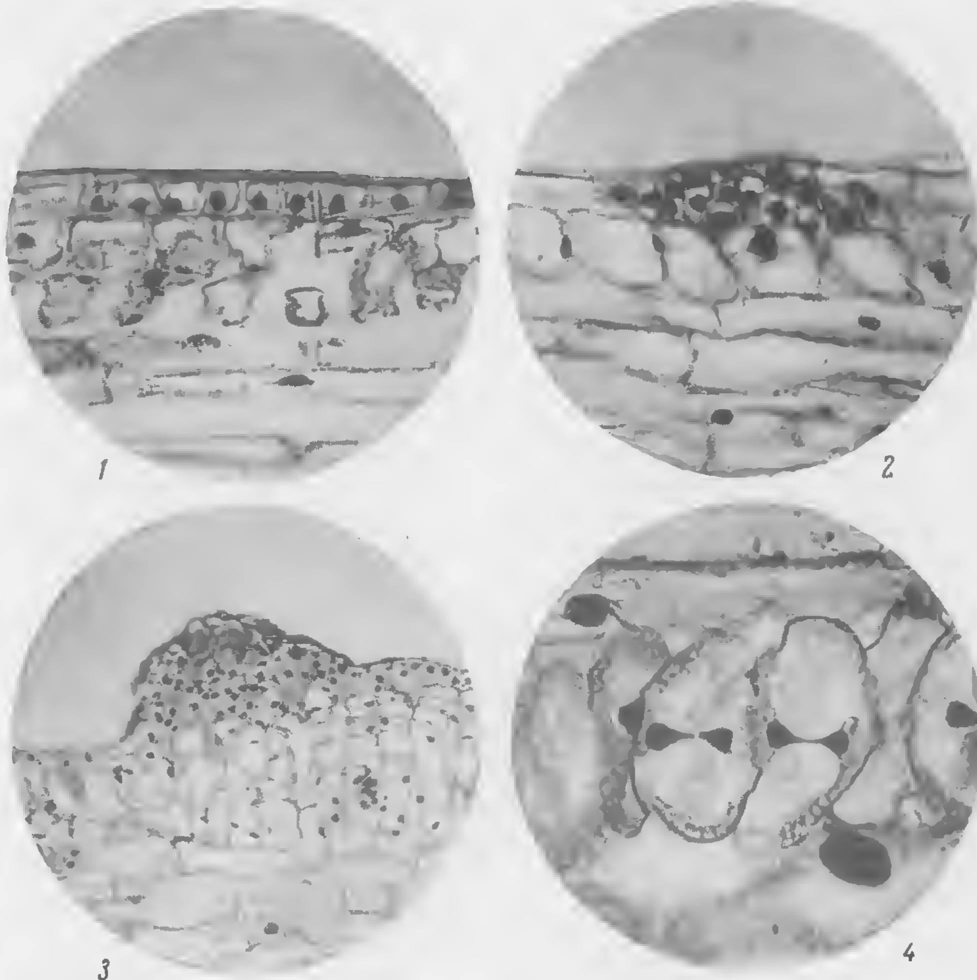


Таблица II

1 — продольный срез листового черенка гиацинта через 22 дня после черенкования. В эпидермисе видна цепочка меристематических клеток (увел. 200); *2* — продольный срез листового черенка гиацинта через 35 дней после черенкования. Виден 2—3-слойный зачаток адвентивной луковицы в эпидермисе (увел. 200); *3* — продольный срез зачатка адвентивной луковицы листового черенка гиацинта через 57 дней после черенкования (увел. 90); *4* — продольный срез листового черенка сибирской пролески (увел. 400), видны амитозы: *a* — эпидермис.

Тип деления клеток и ядер при регенерационных процессах вызвал много споров. Ряд авторов (Глущенко, 1953; Пивоварова, 1953, 1954; Афанасьева и др., 1955; Элленгорн и др., 1955; Элленгорн, 1958, и др.) утверждает, что в регенерирующих растительных тканях клетки размножаются как митотически, так и немитотически, причем последний тип размножения они считают повсеместно распространенным и равноценным митозу. Авторы описывают также различные, морфологически отличающиеся типы немитотического деления (почкование ядер, зарождение ядер в ядрах и др.).

Другие авторы (Бартош, 1955; Навашин, Макушенко, 1956, и др.) показали, что при регенерации происходит обычно митотическое деление клеток. На основе наших исследований мы поддерживаем точку зрения последних авторов в том, что раневая перидерма, каллюс, и регенераты возникают путем митотического деления клеток. Мы признаем наличие немитотического деления ядер в виде фрагментации и амитоза, но полагаем, что немитотическое деление (в частности, фрагментация) не равноценно митозу. По нашему мнению, немитотическое деление при регенерации — явление патологическое, наблюдающееся в неблагоприятных условиях, указывает на дегенерацию клеток.

Итак, наши исследования показали, что листовые черенки восточного гиацинта *Hyacinthus orientalis* L. и сибирской пролески *Scilla sibirica* Andr. обладают хорошей регенерационной способностью. У гиацинта регенерируют адвентивные корни и луковицы, у пролески — адвентивные луковицы и в слабой степени адвентивные корни.

Литература

Афанасьева А. С., И. Е. Глущенко, Я. Е. Элленгорн. (1955). Процесс каллюсообразования у томатов. Изв. АН СССР, 3, сер. биолог. — Бартош Ю. (1955). Деление клеток и ядер при восстановлении перидермы на клубнях картофеля (*Solanum tuberosum*). Folia biol., 5. (Цитир. по Рефер. биолог. журн., № 16, 1956). — Глущенко Г. И. (1953). Рубцевание клеток в черенке листа инжира. Журн. общ. биолог., 14, 4. — Навашин М. С., Л. М. Макушенко. (1956). О начальных фазах регенерации в связи с вопросом о генезисе растительной клетки. В сб.: Пробл. совр. эмбриолог. — Пивоварова Р. М. (1953). О размножении клеток каллюса. Уч. зап. Витебск. гос. пед. инст., 4. — Пивоварова Р. М. (1954). Новообразование ядер в клетках стебля желтой акации (*Caragana arborescens* Lam.). Изв. АН СССР, 3, сер. биолог. — Элленгорн Я. Е. (1958). О митотических и немитотических способах размножения клеток у растений. В сб.: Достиж. биолог. науки. — Элленгорн Я. Е., И. Е. Глущенко, М. Н. Рябинина. (1955). О немитотических способах размножения растительных клеток. Изв. АН СССР, 2, сер. биолог. — Schubert O. (1913). Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monocotylen. Zblt. Bakteriol., II, 38. — Stingl G. (1909). Regenerative Neubildungen an isolierten Blättern phaneroganier. Pflanzen. Flora, 99. — Walker R. (1940). Regeneration in the Scale Leaf of *Lilium candidum* and *L. longiflorum*. Am. J. Bot., 27, 2.

Тартуский государственный университет. (Получено 15VI 1961).

УДК 576.88/89 : 582.28

Д. М. Кобахидзе

О РОЛИ *CICINNOBOLUS CESATII* DE BARY В ПОДАВЛЕНИИ РАЗВИТИЯ *PODOSPHAERA LEUCOTRICHA* (ELL. ET EV.) SALM.

С 2 рисунками

В 1962 г. при изучении динамики развития мучнистой росы яблони в садах Кубинского района Азербайджанской ССР мы обратили внимание на присутствие на пораженных *Podosphaera leucotricha* органах яблоня плодовых тел другого гриба.

Определение показало, что они принадлежат грибу *Cicinnobolus cesatii*, описанному Де Бари (De Bary, 1884) в качестве сверхпаразита на обширной группе мучнисторосяных грибов. Внешне паразитизм *C. cesatii* характеризуется образованием на конидиальном спороношении *P. leucotricha* грязно-серых пятен, постепенно увеличивающихся и покрывающих большую часть налета мучнистой росы яблони (рис. 1).

На поперечных срезах листьев, покрытых налетом *P. leucotricha* с пятнами сверхпаразита, было видно, что на поверхности листа своим более широким основанием расположены многочисленные интрацеллюлярные пикниды *C. cesatii*. Плодовые тела сверхпаразита от светло-коричневого до коричневого цвета, с четким сетчатым рисунком оболочки, неправильноокруглой формы. Стилоспоры *C. cesatti* легко выделяются из его пикнид, а также из клейстокарпиев *P. leucotricha* сильной массивной струей, образующей вокруг плодовых тел густую споровую массу (рис. 2). Наши наблюдения пока-

зали, что *C. cesatii* может заражать и развиваться как на конидиальной, так и на сумчатой стадии *P. leucotricha.*

Первые признаки *C. cesatii* на пораженных мучнистой росой листьях яблони появлялись в различные сроки в разные годы наблюдений (1962—1964 гг.); появление их отмечалось в конце апреля—начале мая, а заражение конидиальной стадии гриба *P. peucotricha* продолжалось до середины июня. На свежем конидиальном спороношении *P. leucotricha* развития сверхпаразита не происходило, он появлялся и наиболее интенсивно разрастался на листьях с более старым налетом гриба-хозяина.



Рис. 1. Пятно *Cicinnobolus cesatii* на конидиальном спороношении *Podosphaera leucotricha.*

Степень развития сверхпаразита на конидиальном спороношении мучнистой росы яблони в большой степени зависела от метеорологических условий. Так, в 1962 г. его интенсивное развитие началось лишь после обильных осадков 6—17 июня (выпало 56.6 мм осадков) и достигло 33.6% развития от общей площади, пораженной *P. leucotricha.*

В 1963 г. большое количество осадков в мае (134.2 мм против 46.6 мм среднемноголетней нормы) было неблагоприятно для развития конидиального спороношения *P. leucotricha* на листьях яблони, но зато способствовало заражению его сверхпаразитом и интенсивному развитию последнего (табл. 1). До начала июня на листьях яблони конидиальное спороношение *P. leucotricha* развивалось слабо и затем количество его стало еще более снижаться. Иным было развитие гриба 2-го порядка. Этот гриб появился на *P. leucotricha* в начале июня, и уже 5 июня было отмечено его заметное разрастание. Очевидно, интенсивное развитие *C. cesatii* и ограничивало поражение листьев и стеблей яблони конидиальной стадией мучнистой росы яблони.

При просмотре поперечных и продольных срезов больных перезимовавших почек яблони было замечено, что внутри них содержатся клейстокарпии *P. leucotricha* и пикниды *O. cesatii*. Это свидетельствует о том, что сверхпаразит может сохраняться в течение зимы в больных почках яблони. Местом зимовки *C. cesatii* являются также плодовые тела *P. leucotricha*. Так, при анализе плодовых тел мучнистой росы весной 1963 г. было хорошо заметно, как из некоторых клейстокарпиев быстро выделяются извивающейся струйкой стилоспоры сверхпаразита. С каплями дождя стилоспоры попадают на больные мучнистой росой листья яблони и вызывают дальнейшее заражение *P. leucotricha.*



Рис 2. Пикниды и стилоспоры *Cicinnobolus cesatii.*

ТАБЛИЦА 1

Развитие *Cicinnobolus cesatii* на конидиальном спороношении *Podosphaera leucotricha* в 1963 г.

Группы	Виды грибов	Развитие грибов в процентах от общей площади поражения *P. leucotricha* (по срокам учета)									
		26 V	29 V	2 VI	5 VI	8 VI	12 VI	18 VI	22 VI	25 VI	30 VI
1-я	*P. leucotricha* . . .	25.6	26.9	28 9	30.8	24.2	7.5	6.3	3.1	0.0	0.0
	C. cesatii	0.0	0.0	3.1	21.4	15.9	43.4	49.3	74.2	78.7	72.0
2-я	*P. leucotricha* . . .	27.6	31.1	32.7	34.1	28.9	19.3	11.7	1.8	0.0	0.0
	C. cesatii	0.0	0.0	2.5	7.0	12.7	26.1	50.0	71.5	76.1	81.9
3-я	*P. leucotricha* . . .	24.1	30.4	34.4	29.6	23.1	12.7	10.0	2.3	0.0	0.0
	C. cesatii	0.0	0.0	0.0	11.6	11.9	28.8	43.5	64.9	66.5	66.5

Пораженность плодовых тел мучнистой росы яблони грибом 2-го порядка достигала в весеннее время 1963 г. 6.9%:

Сроки учета . . . . 1 IV 10 IV 19 IV
Процент поражения 6.8% 6.9% 2.1%

Во второй декаде апреля происходило обильное выделение стилоспор *C. cesatii* из плодовых тел *P. leucotricha* и степень поражения последних сверхпаразитом снизилась.

Анализ клейстокарпиев *P. leucotricha*, образовавшихся летом 1963 г., показал, что до 20% их было заражено грибом *C. cesatii* (табл. 2). В том году интенсивное паразитирование *C. cesatii* на конидиальном спороношении *P. leucotricha* явилось причиной почти полного отсутствия плодовых тел последнего (лишь на 1% больных побегов было отмечено наличие плодовых тел).

ТАБЛИЦА 2

Степень поражения клейстокарпиев *Podosphaera leucotricha* и больных мучнистой росой побегов яблони сорта 'Розмарин' грибом *Cicinnobolus cesatii* 1963 г.

Показатели	Срок учета				
	27 VI	6 VII	12 VII	15 VIII	10 IX
Процент плодовых тел *P. leucotricha*, зараженных *C. cesatii*	19.4	18.3	16.5	10.9	10.9
Процент поражения больных мучнистой росой побегов яблони сверхпаразитом *C. cesatii*	88.0	98.0	98.0	98.2	98.1

Весной 1963 г. было проведено искусственное заражение пораженных мучнистой росой листьев яблони. С этой целью больные побеги и листья тщательно опрыскивались суспензией пикнид *C. cesatii*. Затем инокулированные побеги помещали в пергаментные изоляторы и через 2 дня тщательно осматривали. На 7-й день были отмечены первые пикниды сверхпаразита, а еще через 2 дня все больные листья яблони были полностью заражены *C. cesatii.*

Вышеизложенные результаты дают возможность сделать следующие выводы:

1) гриб 2-го порядка, *C. cesatii*, зимует внутри больных почек яблони и зараженных им клейстокарпиев *P. leucotricha*;

2) при наличии большого количества осадков за год сверхпаразит значительно подавляет конидиальную стадию *P. leucotricha* на листьях и побегах яблони и ограничивает развитие сумчатой стадии гриба;

3) инокуляция конидиального спороношения *P. leucotricha* грибом 2-го порядка показала некоторую возможность использования гриба *C. cesatii* для подавления мучнистой росы яблони.

Литература

De Bary A. (1884). Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze, Mycetozoen und Bacterien.

Всесоюзный институт защиты растений, Ленинград.

(Получено 22 I 1964).

УДК 536.495 581.45 582.635.3 : 52 . 036

Г. Г. Шухтина

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ НА ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТЬЕВ *CATALPA SPECIOSA* WARDER И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ РАСТЕНИЙ

С 7 рисунками

Среди различных способов приспособления растений к существованию в условиях жаркого климата большое значение имеют, с одной стороны, филогенетически закрепленный высокий уровень теплоустойчивости клеток, с другой — способность клеток реактивно повышать свою теплоустойчивость при достижении температурой среды достаточно высокого уровня, т. е. тепловая закалка. До настоящего времени тепловая закалка в естественных условиях была описана только на травянистых растениях (Александров и Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1964).

Главной задачей нашей работы было выяснить, обладают ли подобным цитофизиологическим механизмом приспособления представители древесных растений. В качестве основного объекта была взята катальпа красивая. Для определения степени консервативности исходного уровня теплоустойчивости клеток и выяснения влияния на него температуры среды мы провели сравнение сезонных изменений теплоустойчивости клеток листьев катальпы *Catalpa speciosa* Warder, растущей в Ашхабаде и в Ленинграде. В качестве дополнительного материала были использованы данные по теплоустойчивости (в разное время года) растущей в Ленинграде и Ашхабаде белой шелковицы *Morus alba* L. и метельника прутьевидного *Spartium junceum* L. в Ашхабаде.

О б ъ е к т ы и м е т о д и с с л е д о в а н и я. Катальпа красивая культивируется на юге СССР как декоративное растение. Большинство видов этого рода распространено в южной части северной Америки и в восточной Азии. В ботаническом саду г. Ашхабада (Туркменская ССР), расположенном в пустынной зоне у подножья хребта Копет-Дага, она культивируется с начала 30-х годов на поливе среди других мезофитных древесных пород. Это регулярно цветущее и плодоносящее дерево до 20 м высоты. Рост его побегов начинается в марте—апреле, в первых числах мая катальпа зацветает, а к концу мая, как правило, вступает в фазу плодоношения. Генеративные побеги несут не более 20 листьев, заканчивающих свой рост к моменту цветения. Опадение листьев начинается в ноябре.

В саду Ботанического института АН СССР в Ленинграде катальпа красивая — небольшое дерево около 3 м высоты, выращенное из черенка в 1947 г. За последние 4 года оно ни разу не цвело, так как значительная часть побегов ежегодно подмерзает в течение зимы. Рост молодых побегов начинается в начале июня и продолжается до конца сентября. Годичные побеги несут на себе не менее 40 листьев. Верхушка побега с недоразвитыми маленькими листочками засыхает и отваливается под действием первых заморозков. В конце октября по мере усиления заморозков опадают остальные листья.

Шелковица белая с древнейших времен возделывается в Китае и Индии. В СССР широко культивируется и на юге нередко дичает. В ашхабадском и ленинградском ботанических садах белая шелковица представлена взрослыми женскими экземплярами.

Метельник прутьевидный — выходец из средиземноморской флористической области. Это декоративный кустарник до 2 м высоты, довольно широко культивируемый на юге СССР. В Крыму дичает. В ботаническом саду г. Ашхабада выращивается на поливе вместе с древесными растениями.

Теплоустойчивость клеток определялась по температуре, вызывающей остановку движения протоплазмы при 5-минутном нагреве. С помощью этого метода регистрировали суточные изменения теплоустойчивости листьев и колебания ее в течение вегетационного периода.

Для определения теплоустойчивости использовались высечки листьев. Предварительно инфильтрированные водой, они прогревались в воде заданной температуры. Высечки листьев многих растений плохо микроскопируются в воде из-за сложного рельефа кутикулы эпидермальных клеток. Поэтому после прогрева высечки обсушивались фильтровальной бумагой и помещались в каплю силиконового масла, которое имеет показатель преломления, близкий к показателю преломления кутикулы клеток (Александров, 1962). При использовании силиконового масла кутикула клеток уже не препятствовала наблюдению за движением протоплазмы.

Для анализа отношения клеток к повреждающему действию нагрева также удобно использовать кривые зависимости срока наступления повреждения (остановка движения протоплазмы) от температуры нагрева.

При искусственном тепловом закаливании свежесрезанный лист разрезался вдоль по главной жилке на 2 части. Одна половинка использовалась для определения исходной теплоустойчивости, другая помещалась во влажную камеру на 3 часа для закаливания при заданной температуре. Теплоустойчивость опытных половинок определялась сразу же после закаливания. Опыты проводились во всем диапазоне температур, способных вызвать эффект закалки.

Р е з у л ь т а т ы и с с л е д о в а н и я. При изучении сезонных изменений очень важно отделить влияние температуры среды от влияния роста. Как показали

работы П. С. Горбань (1962), Н. Л. Фельдман и П. Е. Каменцевой (1963), в период роста теплоустойчивость клеток понижена; по мере замедления и остановки ростовых процессов теплоустойчивость возрастает.

В условиях Ленинграда рост листьев катальпы продолжается в течение всего лета. Так, по данным П. Н. Коновалова (1952, 1953), у катальпы яйцевидной *Catalpa ovata* G. Don рост побегов начинается в первых числах июня. В первой половине августа он достигает максимума, а к началу сентября у взрослых растений (16—25-летних) рост заканчивается. У молодых деревьев (5—6-летних) побеги в это время еще продолжают расти и, не успевая подготовиться к зимовке, теряют листья под действием заморозков в конце октября.

Мы проследили за ростом листьев у катальпы красивой летом 1964 г. Измерялись длина и максимальная ширина каждого листа на 5 наиболее сильных побегах. Наблюдения были начаты 16 июня, когда первые листья (от основания побега) почти закончили рост, а 13—15-е листья только появились из почки. Измерения производились в июне через 5 дней, в июле—августе через 10, затем реже. Лист считался выросшим, если при последующих измерениях длина и ширина его не изменялись. В среднем от момента появления листа из почки до окончания его роста проходит 35—40 дней. На побегах ленинградской катальпы в течение лета вырастает не менее 40 листьев. Поэтому на одном и том же побеге одновременно есть листья, закончившие рост, интенсивно растущие и только начинающие расти. По нашим наблюдениям, последние листья катальпы прекратили рост лишь во второй половине сентября. Размеры листьев увеличиваются от основания побега к его середине, где листья самые крупные, и вновь уменьшаются к верхушке побега. Большой лист, взятый в июле или августе с середины побега, может оказаться интенсивно растущим, а лист вдвое меньше, но расположенный у основания побега, — завершившим рост.

Данные о связи теплоустойчивости с ростом полностью подтвердились и на нашем объекте. В таблице приводятся цифры, которые показывают, что независимо от своей величины растущие листья имеют более низкую теплоустойчивость, чем выросшие. Особенно ярко проявляется зависимость между ростом листа и теплоустойчивостью при сравнении самых маленьких (25 15 мм) верхушечных листьев. В августе в период активного роста теплоустойчивость клеток у них была равна 46.0°. В октябре после остановки роста у таких же по величине верхушечных листьев теплоустойчивость клеток была 48.2°, что характерно для уровня крупных нерастущих листьев (см. таблицу).

Т е п л о у с т о й ч и в о с т ь к л е т о к в е р х н е г о э п и д е р м и с а р а с т у щ и х и з а к о н ч и в ш и х р о с т л и с т ь е в к а т а л ь п ы (Ленинград, 1964 г.)

Дата	Листья, закончившие рост			Растущие листья			Разница в теплоустойчивости клеток растущих и нерастущих листьев (в °С)
	порядковый номер от основания побега	средний размер (длина × ширина в мм)	температура, останавливающая движение протоплазмы при 5-минутном нагреве (в °С)[1]	порядковый номер от основания побега	средний размер (длина × ширина в мм)	температура, останавливающая движение протоплазмы при 5-минутном нагреве (в °С)[1]	
10 VII	1—2	129×56	48.1	14—15	254×181	47.1	1.0
30 VII	5—6	214×102	48.0	19—20	273×209	46.9	1.1
20 VIII	15—16	258×201	48.2	34—35	159×110	47.2	1.0

Наблюдения за изменением теплоустойчивости клеток выросших листьев ленинградской катальпы в течение вегетационного периода показывают, что колебания их устойчивости незначительны и уровень ее находится около 48° (рис. 1, *1*). Если при наблюдении не учитывать строго процесса роста и определять теплоустойчивость просто крупных листьев, то кривая сезонных изменений теплоустойчивости приобретает совершенно иной характер (рис. 1, *2*). В этом случае суммируются данные о растущих и нерастущих листьях. Так как в июне все листья ленинградской катальпы растут, теплоустойчивость их самая низкая. С сентября и далее большая часть крупных листьев уже не растет; теплоустойчивость их колеблется около 48°. Но в июле и августе могут быть все переходы от одного состояния к другому. Поэтому при нечетком разграничении растущих и нерастущих листьев кривая сезонных изменений теплоустойчивости показывает непрерывное нарастание ее, отражая постепенное замедление ростовых процессов в течение вегетационного периода, а не реакцию на изменение температуры среды.

Наблюдая (1961—1964 гг.) за изменением теплоустойчивости листьев катальпы в Ашхабаде, мы также столкнулись с необходимостью учета роста. На рис. 2, *1* и *2* показаны сезонные изменения теплоустойчивости ашхабадской катальпы. Каждая точка соответствует средней теплоустойчивости за месяц. Наименьшая теплоустойчивость отмечена в апреле (в среднем 46.5°) в период умеренно теплых дней и интенсивного роста листьев (Василевская, 1954). С третьей декады апреля среднесуточная тем-

[1] Каждая цифра — среднее из трех опытов.

пература воздуха устойчиво держится выше 20°. Это признак перехода к лету, которое в условиях Туркмении «характеризуется высокими температурами, преимущественно ясным небом, сухостью воздуха и почвы» (Оксенич и др., 1962 : 45). Рост листьев замедляется и прекращается, а теплоустойчивость возрастает. В июле и августе теплоустойчивость нерастущих листьев ашхабадской катальпы выше теплоустойчивости ленинградской в среднем на 0.5°.[1] В сентябре и октябре теплоустойчивость ашхабадской катальпы совпадает с таковой у ленинградской.

Возникает вопрос, не является ли причиной летних различий теплоустойчивости клеток ленинградской и ашхабадской катальпы естественная тепловая закалка ашхабадской? В. Я. Александров и А. Язкулыев (1961) и Язкулыев (1964) на селине *Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. и арундо тростниковом *Arundo donax* L. показали, что одним из признаков закаленного состояния служат суточные колебания устойчивости, которые отражают обратимость закалки. Они состоят в том, что в знойный день теплоустойчивость клеток листьев повышается, а в течение ночи происходит снижение ее. В дни, когда нет закаливающих температур, теплоустойчивость не меняется.

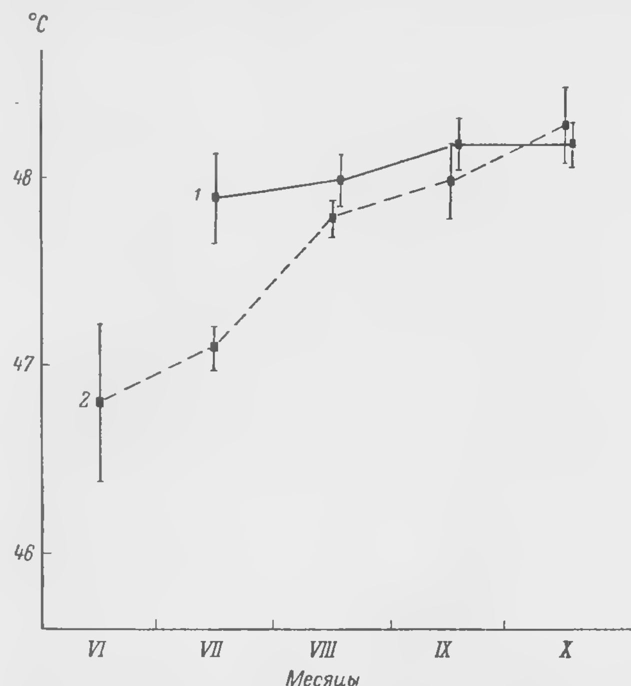


Рис. 1. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток верхнего эпидермиса листьев катальпы, выросшей в Ленинграде (средние за месяц) 1961—1964 гг.

По оси ординат — температура, останавливающая движение протоплазмы при 5-минутном нагреве; *1* — теплоустойчивость выросших листьев; *2* — теплоустойчивость листьев, растущих и выросших.

В связи с этим мы сопоставили в течение сезона уровни теплоустойчивости клеток после полудня и утром. На кривых (рис. 2) видно, что в летние месяцы разница между ними составляет в среднем 0.6°. Весной и осенью статистически оправданной разницы не обнаруживается. Кривая сезонных изменений теплоустойчивости клеток ленинградской катальпы (рис. 2, *3*) совпадает с уровнем теплоустойчивости ашхабадской катальпы в утренние часы (рис. 2, *1*).

Помимо такого сопоставления данных, мы сравнили теплоустойчивость листьев утром и после полудня в те дни вегетации, когда максимальная температура воздуха не превышала 32°. В эти дни суточных колебаний теплоустойчивости не было: утром теплоустойчивость была равна 47.7° (среднее из 72 измерений), а после полудня — 47.8° (среднее из 48 измерений).

Если же максимальная температура воздуха была выше 32°, то теплоустойчивость в послеполуденные часы возрастала в среднем на 1.1° ($p<0.001$). К утру следующего дня теплоустойчивость значительно снижалась, но все же на 0.4° ($p<0.001$) была выше той, которая характерна для незакаленных листьев. Иными словами, в течение ночи не всегда происходит полное снятие закаленного состояния.

[1] На основании ряда косвенных данных сопоставление первичной теплоустойчивости завершивших рост листьев, взятых с различных побегов, правомочно.

Реактивное повышение теплоустойчивости клеток происходит в ответ на повышение температуры ткани. Вместе с тем известно, что температура листа может существенно отличаться от температуры окружающего воздуха. Поэтому важно было выяснить, в какой мере температура листа у катальпы следует за температурой окружающего воздуха. Для этого с помощью микроэлектротермометра, изготовленного в экспериментальных мастерских Ленинградского агрофизического института, мы измерили температуру листьев катальпы утром и после полудня в отдельные дни конца апреля — начала мая.

Для измерений были избраны 7 дней, когда максимальная температура воздуха в дни измерений и предшествовавшие им не превышала 32°. Температурой данного листа, точнее, той части листа, которая затем использовалась для определения теплоустойчивости, считалось среднее из 5 измерений. Каждый раз температура измерялась не менее чем у 3 листьев. Параллельно проводилось измерение температуры воздуха. В среднем для избранных 7 дней температура воздуха утром была равна 20.1°, температура листа — 21.5°; после полудня соответственно: 24.8 и 25.1°.

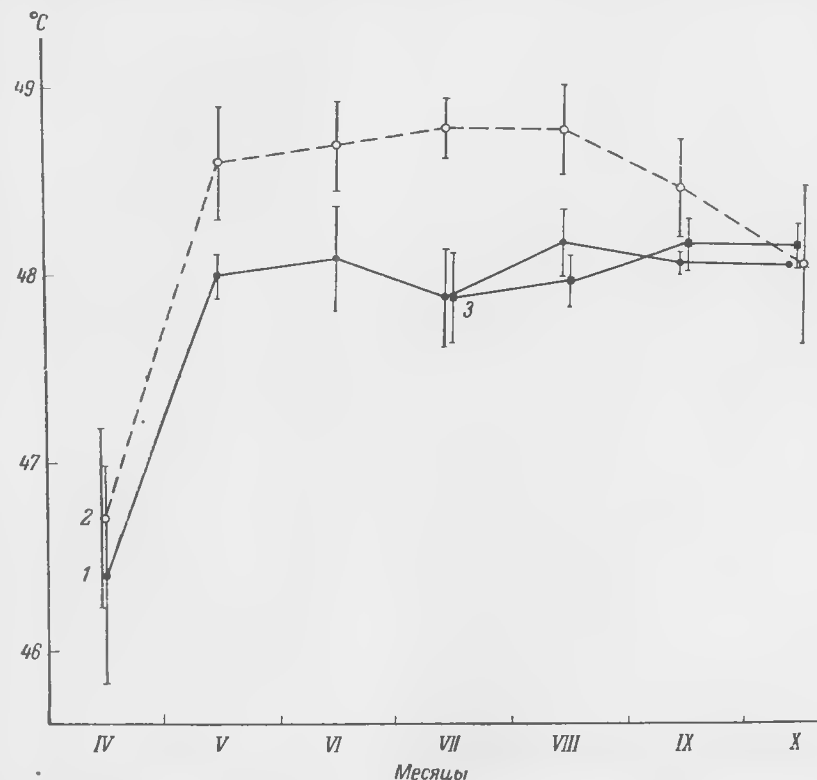


Рис. 2. Сезонные изменения теплоустойчивости клеток верхнего эпидермиса листьев катальпы, выросшей в Ашхабаде (средние за месяц) 1961—1964 гг.

По оси ординат — температура, останавливающая движение протоплазмы при 5-минутном нагреве; *1* — теплоустойчивость в утренние часы; *2* — теплоустойчивость после полуденного температурного максимума; *3* — теплоустойчивость выросших листьев катальпы в Ленинграде.

Такие же измерения проводились в отдельные дни июля—августа (15 дней) с максимальной температурой воздуха выше 32°. Утром температура воздуха в среднем была 28.3°, температура листа — 26.9°; вечером после полуденного максимума температура воздуха была равна 32.4°, температура листа — 31.3°.

Наши измерения показывают, что температура листа катальпы зависит от колебаний температуры окружающего воздуха. Как в умеренно теплые дни, так и в знойные обнаруженная нами разница была статистически не оправдана. По-видимому, это связано с тем, что при данном уровне транспирации у тонкого мезофитного листа катальпы теплообмен с окружающим воздухом происходит довольно легко.

Интересно было выяснить, имеются ли суточные колебания устойчивости у ленинградской катальпы. За годы наблюдений максимальная температура воздуха в Ленинграде ни разу не достигала 32°. В связи с этим нам не удалось подметить суточных колебаний устойчивости: теплоустойчивость утром была равна 47.3°, вечером — 47.4° (каждая цифра — среднее из 18 измерений).

Таким образом, наши данные свидетельствуют в пользу того, что более высокий летний уровень теплоустойчивости ашхабадской катальпы обусловлен явлениями естественной тепловой закалки.

Помимо наблюдений за сезонными и суточными изменениями теплоустойчивости, определяемыми с помощью 5-минутного нагрева, нами были получены кривые зависимости срока сохранения движения протоплазмы от температуры нагрева. Такая кривая характеризует не только устойчивость протоплазматических белков в зоне интенсивных краткосрочных нагревов — первичную теплоустойчивость, — но и устойчивость клеток при длительном воздействии более низких температур, когда может проявиться способность клеток противодействовать повреждению во время нагрева (Александров, 1963). Включение этой способности выражается в переломе кривой в области более умеренной температуры (рис. 4, 6). Точка перелома кривой может смещаться в зависимости от окружающих условий и состояния растений. Кривая *1* (рис. 3) получена на листьях ленинградской катальпы. Кривая *2* построена по данным утренних измерений теплоустойчивости в Ашхабаде в умеренно теплые дни. Обе кривые совпадают при краткосрочном воздействии высоких температур. Небольшое расхождение кривых при 40-минутном нагреве статистически недостоверно. Значит клетки листьев катальпы в Ашхабаде в умеренно теплые дни не отличаются по своей устойчивости к нагреву от устойчивости клеток листьев катальпы, выращенной в Ленинграде. Ашхабадская кривая *3* отражает результаты послеполуденных измерений теплоустойчивости, когда умеренно теплые дни сменились знойными. В дни измерений и предшествовавшие им температура воздуха с 11 до 20 часов, а иногда с 8 до 23 не опускалась ниже 30°, достигая максимума 39.6°. Кривая *3* характеризует теплоустойчивость естественно закаленных растений: она вся сдвинута в зону более высокой температуры на 1.5°, однако перелома при слабых нагревах не дает.

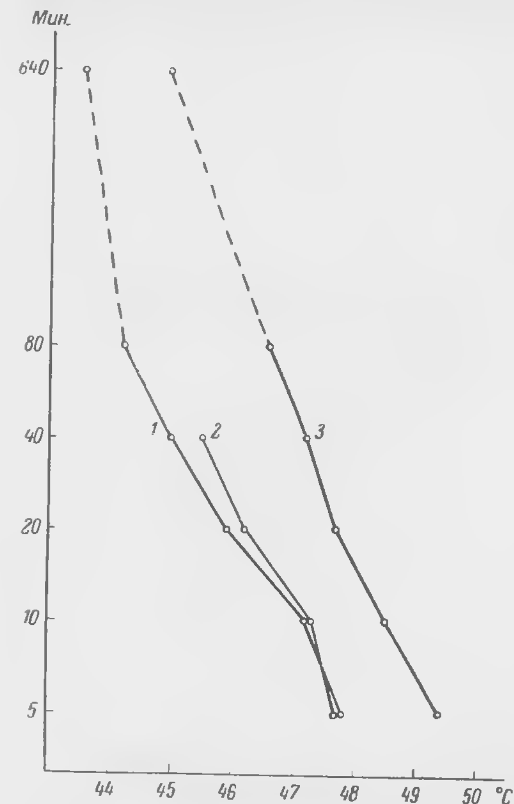


Рис. 3. Кривые теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев катальпы.

По оси абсцисс — температура нагрева; *по оси ординат* — продолжительность сохранения движения протоплазмы (логарифмическая шкала) у катальпы: *1* — в Ленинграде; *2* — в Ашхабаде в утренние часы; *3* — в Ашхабаде после полуденного температурного максимума.

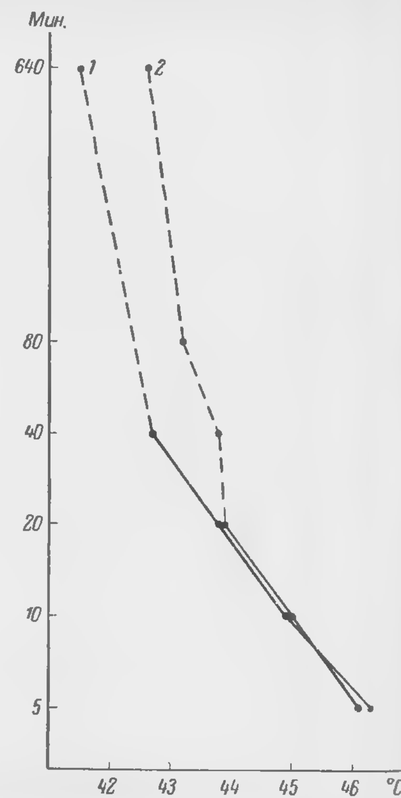


Рис. 4. Кривые теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев шелковицы.

1 — в Ленинграде; *2* — Ашхабаде. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Предварительные данные показали, что у клеток верхнего эпидермиса листьев ашхабадской белой шелковицы в отличие от катальпы отсутствует способность к естественной тепловой закалке. У нее в летние месяцы не было суточных колебаний теплоустойчивости, а устойчивость к интенсивным краткосрочным нагревам была такой же, как у шелковицы, растущей в Ленинграде. Кривые теплоустойчивости обеих шелковиц (рис. 4) полностью совпадают при 5—10—20-минутном температурном воздействии, однако при 40-минутном и более длительных нагревах расходятся на 1°.

Подобный случай наблюдали В. Я. Александров и Н. Л. Фельдман (1958) (рис. 7), при сравнении теплоустойчивости клеток листового влагалища ежи сборной *Dactylis glomerata* L., растущей в Ленинграде и в Душанбе.

Таким образом, у шелковицы и ежи, выращенных в южных областях, повышается способность сопротивления повреждающему действию длительного умеренного нагрева при первичной теплоустойчивости, одинаковой с растениями этих видов, выращенных в более северных широтах.

Интересно поведение клеток нижнего эпидермиса листа метельника прутьевидного. Известно, что листья этого растения опадают с наступлением жарких дней и роль их в дальнейшем выполняют зеленые побеги. Однако в глубине куста, в затененных местах, все же можно найти небольшое количество неопавших листьев. Весной, в полном цветении куста, мы получили на клетках нижнего эпидермиса листьев этого растения кривую теплоустойчивости без перелома (рис. 5, *1*). Летом на клетках сохранившихся листьев получена кривая, смещенная в сторону высокой температуры, и у нее, в отличие от весенней, наблюдается перелом при 40-минутном воздействии (рис. 5, *2*). Так, при 5-минутном нагреве клетки летних листьев устойчивее весенних на 1°, при 80-минутном — на 1.5°, а при 640-минутном—на 2°. Более ранний перелом кривой наблюдался и в опытах М. И. Лютовой при экспериментальной тепловой закалке листьев традесканции (см. Александров, 1963).

В отличие от листьев эпидермальные клетки зеленых побегов метельника никак не меняют своей теплоустойчивости при переходе от весны к лету. Обе кривые (рис. 6) совпадают почти по всем точкам.

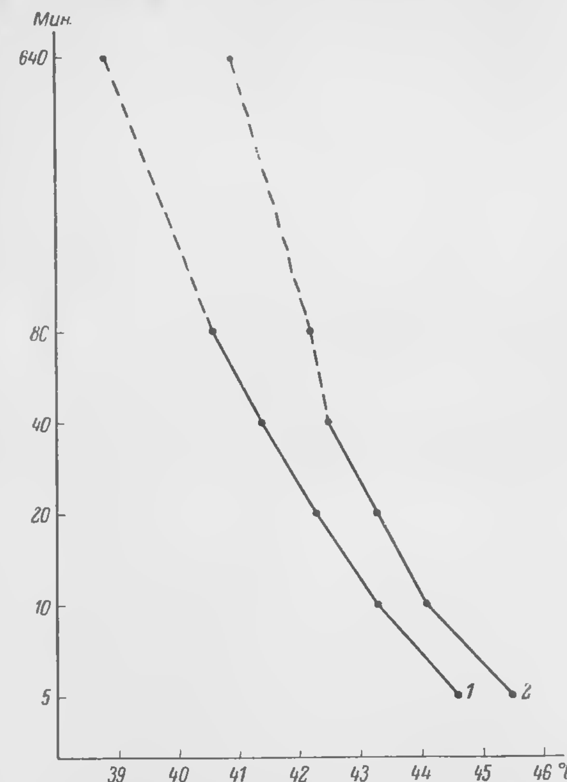


Рис. 5. Кривые теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев метельника в разное время года.

1 — весной; *2* — летом. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Таким образом, мы видим, что при произрастании растений в условиях жаркого климата повышение устойчивости может осуществляться различными путями: за счет увеличения первичной теплоустойчивости в результате тепловой закалки, за счет усиления способности к сопротивлению повреждающему действию длительного умеренного нагрева или за счет обоих механизмов вместе.

В основе сопротивления повреждающему действию нагрева может лежать репарация, происходящая во время нагрева, или реактивное повышение первичной теплоустойчивости в процессе закаливания.

Интересно было выяснить, меняется ли у растительных клеток способность к закаливанию в зависимости от климатических условий, в которых выросло данное растение. Для этого мы сопоставили способность к искусственной тепловой закалке у листьев ленинградской и ашхабадской катальпы. Мы провели искусственное 3-часовое тепловое закаливание выросших листьев ленинградской катальпы во влажной камере при различных температурах. Содержание листьев при температурах от 22 до 34° не вызывает какого-либо изменения теплоустойчивости клеток. С 36° устойчивость к нагреву увеличивается (рис. 7, *1*) и достигает максимума при температуре 40°. Закаливание при 42° приводит к остановке движения протоплазмы. Не изменяя условий эксперимента, мы провели такое же закаливание листьев ашхабадской катальпы весной до наступления жарких дней (рис. 7, *2*). Содержание листьев при температурах от 22 до 30° не меняет устойчивости клеток. При 32° наблюдается небольшое (0.2°), но достоверное ($p < 0.05$) увеличение теплоустойчивости. Максимальное увеличение устойчивости достигается при температуре 42°.

Сопоставляя результаты искусственного закаливания, можно заметить, что листья ашхабадской катальпы более реактивны к 3-часовому воздействию высокой темпера-

туры, чем листья ленинградской: повышение устойчивости у первых вызывается более низкой температурой закалки и эффект закалки при всех температурах закаливания у листьев ашхабадской катальпы выше, чем у листьев ленинградской. Кроме того, листья ашхабадской катальпы выдерживают те температуры закаливания, которые уже вызывают остановку движения протоплазмы в листьях ленинградской (42 и 44°).

З а к л ю ч е н и е. Наши данные показывают, что, изучая влияние температуры среды на сезонные колебания теплоустойчивости клеток растений, прежде всего необходимо строго отделить от них изменения устойчивости, связанные с процессом роста. При сопоставлении теплоустойчивости клеток выросших листьев ленинградской и ашхабадской катальпы в период, когда температура воздуха в Ашхабаде ниже закалочной (32°), оказывается, что уровень первичной теплоустойчивости клеток в этих столь различных по климатическим условиям географических пунктах одинаков. Это свидетельствует о большой консервативности уровня первичной теплоустойчивости клеток. С наступлением жарких дней в Ашхабаде у катальпы можно наблюдать явление естественной тепловой закалки и свя-

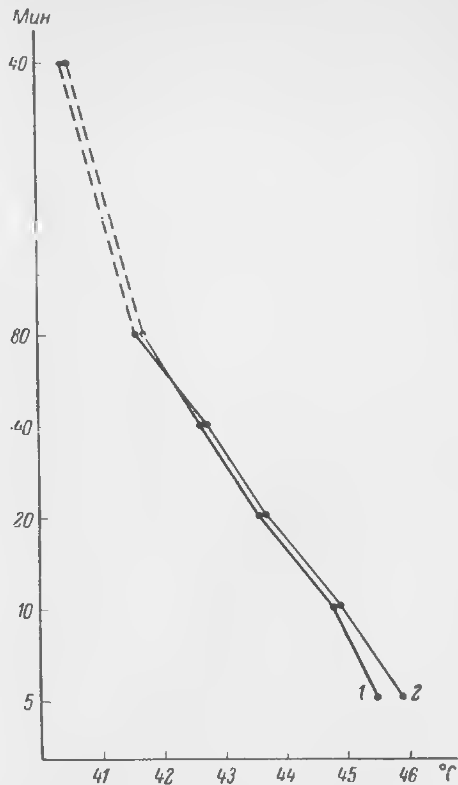


Рис. 6. Кривые теплоустойчивости эпидермальных клеток зеленых побегов метельника в разное время года.

1 — весной; *2* — летом. Остальные обозначения те же, что на рис. 3.

Рис. 7. Влияние температуры 3-часового закаливания на повышение теплоустойчивости эпидермальных клеток листьев катальпы, выращенной в Ленинграде (*1*) и в Ашхабаде (*2*).

По оси абсцисс — температура закаливания; *по оси ординат* — прирост теплоустойчивости (в °С).

занные с ней суточные колебания устойчивости. Последние выражаются в том, что повысившаяся в течение дня теплоустойчивость после прохладной ночи к утру снижается, происходит полное или частичное снятие теплового закаливания. Суточные колебания в умеренно теплые дни отсутствуют. Нет их и у ленинградской катальпы. Наши наблюдения над древесными растениями (катальпа, метельник) подтверждают данные о естественной тепловой закалке, полученные на травянистых растениях Туркмении (Александров и Язкулыев, 1961; Язкулыев, 1964).

У листьев шелковицы и ежи при отсутствии реактивного повышения первичной теплоустойчивости выявляется другая форма приспособления — усиливается способность клеток активно сопротивляться умеренному тепловому повреждению.

Литература

А л е к с а н д р о в В. Я. (1962). Применение сред, улучшающих микроскопическое изображение при прижизненном изучении растительных клеток. Цитология, 4, 1 : 84—88. — А л е к с а н д р о в В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Экспер. бот., сер. IV, 16 : 234—281. — А л е к с а н д р о в В. Я. и Н. Л. Ф е л ь д м а н. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева. Бот. журн., 2 : 194—213. — А л е к с а н д р о в В. Я. и А. Я з к у л ы е в. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитология, 3, 6 : 74—79. — В а с и л е в с к а я В. К. (1954). Формирование листа засухоустойчивых растений. — Г о р б а н ь И. С. (1962). К вопросу о связи роста и чувствительности клеток к нагреву. Цитология, 4, 2 : 182—192. — К о н о-

в а л о в И. Н. (1952). Изменение жизненных отправлений растений в связи с перенесением их в новые районы. Тр. БИНа, сер. VI, 2. — К о н о в а л о в И. Н. (1953). О приспособительном изменении ритма роста шелковицы и катальпы при акклиматизации. ДАН СССР, 88, 1 : 157—160. — О к с е н и ч И. Г., Н. С. О р л о в с к и й и А. З. П а ш и н с к и й. (1962). Климат Туркмении. — Ф е л ь д м а н Н. Л., В. Я. А л е к с а н д р о в, И. Г. З а в а д с к а я, И. М. К и с л ю к, А. Г. Л о м а г и н, М. И. Л ю т о в а и А. Я з к у л ы е в. (1964). Тепловая закалка в природе и в эксперименте. В сб.: Клетка и температура среды : 104—111. — Ф е л ь д м а н Н. Л. и И. Е. К а м е н ц е в а. (1963). Теплоустойчивость и холодоустойчивость клеток листа желтого гусиного лука на разных фазах развития. Бот. журн., 3 : 414—419. — Я з к у л ы е в А. (1964). Повышение теплоустойчивости клеток злаков *Aristida karelini* (Trin. et Rupr.) Roshev. и *Arundo donax* L. в природных условиях под влиянием высокой температуры среды. В сб.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды : 3—25.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 7 V 1965).

УДК 582.542 : 582 : 001.4 : 576.312

Н. Н. Цвелев и З. В. Болховских

О РОДЕ ЦИНГЕРИЯ (*ZINGERIA* P. SMIRN.) И БЛИЗКИХ К НЕМУ РОДАХ СЕМЕЙСТВА ЗЛАКОВ (*GRAMINEAE*) (КАРИО-СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

С 1 рисунком

Для построения естественной системы одного из крупнейших и наиболее важных в хозяйственном отношении семейств цветковых растений — семейства злаков (*Gramineae*) с каждым годом все большее значение приобретают данные кариологии. Классическая работа Н. П. Авдулова (1931) впервые обратила внимание на возможность приложения кариологических данных к систематике злаков. Система этого семейства претерпела весьма значительные изменения в сторону приближения к подлинно естественной системе, в чем немалая заслуга принадлежит кариологическому методу. Несмотря на то что наиболее существенные внутренние различия в хромосомных наборах различных таксономических единиц, к сожалению, еще не могут быть широко использованы для целей систематики, все же такие внешние признаки, как величина и морфология хромосом, а также их число, позволяют не только определенным образом характеризовать отдельные таксономические единицы, но и высказывать вполне определенные суждения об их родственных связях и происхождении. Очень многое в этом отношении было сделано уже в упомянутой выше работе Авдулова. В частности, им было показано большое систематическое значение таких признаков, как величина хромосом и их основные числа (x). Оказалось, что наиболее мелкие хромосомы, как правило, свойственны более «примитивным» группам семейства, например трибам *Bambuseae* Nees, *Streptogyneae* C. E. Hubb. и *Arundineae* Dum. Для указанных триб характерно также одно из наиболее высоких в семействе основных чисел хромосом x=12, тогда как у многих других более подвинутых в эволюционном отношении триб семейства основные числа обычно равны 5, 6, 7 или 9, причем они, как правило, отличаются значительным постоянством в пределах одной трибы. Наименьшее основное число x=4 лишь в относительно недавнее время было отмечено для немногих злаков из разных триб, а именно: у *Airopsis tenella* (Cav.) Coss. et Dur., *Periballia laevis* (Brot.) Aschers. et Graebn. и *Holcus gayanus* Boiss. из трибы *Aveneae* Dum., *Milium scabrum* Merlet. из трибы *Milieae* Endl. и у представителей двух родов с не вполне ясным систематическим положением — *Zingeria* P. Smirn. и *Keniochloa* Meld., на которых мы остановимся более подробно ниже. Хотя род *Milium* L., по-видимому, можно предположительно выводить из рода *Holcus* L. трибы *Aveneae*, а роды *Zingeria* и *Keniochloa* — из некоторых других родов этой трибы (путем полной редукции второго цветка в колосках, остей и волосков каллуса нижних цветковых чешуй), было бы еще преждевременно говорить о возможной принадлежности всех этих довольно сильно отличающихся друг от друга злаков с x=4 к трибе *Aveneae* или к самостоятельной новой трибе. Кроме того, в некоторых из упомянутых родов (*Holcus* L., *Periballia* Trin. и *Milium* L.) имеются и виды с основным числом x=7, обычно (за исключением весьма близкого к *Milium scabrum* вида *M. vernale* Bieb., у которого 2n=18) все же образующие вполне обособленные внутриродовые подразделения (а быть может, даже самостоятельные роды). Пожалуй, единственная общность, которую удается заметить у всех известных видов злаков с x=4, состоит в том, что все они являются относительно далеко подвинутыми в эволюционном отношении видами. Даже африканские высокогорные виды рода *Keniochloa*, которые в отличие от всех других видов с x=4 являются не однолетниками, а многолетниками,

обладают такими чертами относительной «молодости», как одноцветковые колоски, отсутствие шипиковидных трихом на всех частях растения и т. п.

Из всего вышеизложенного нетрудно заключить, что трибы и отдельные роды злаков (а иногда и внутриродовые подразделения) с мелкими хромосомами при относительно высоких основных числах являются, как правило, более «примитивными» по сравнению с трибами и отдельными родами, имеющими более крупные хромосомы с небольшими основными числами. Однако большее хромосомное число само по себе, конечно, не является показателем относительной древности данного вида. Напротив, большое число хромосом (2n) при небольшом основном числе (x) является не показателем «примитивности», а показателем относительной «молодости» данного вида по сравнению с близкими видами, имеющими меньшие числа хромосом.

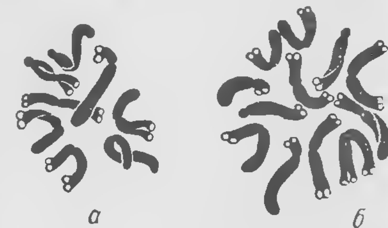
Небольшой, но крайне интересный в систематическом отношении род *Zingeria* P. Smirn., содержащий исключительно однолетние виды, был выбран нами в качестве объекта для исследования не случайно. Во-первых, к нему принадлежит единственный во флоре СССР вид злаков — *Z. biebersteiniana* (Claus) P. Smirn., для которого указано наименьшее основное число хромосом x=4 (Björkman, 1956), хотя, согласно более ранним исследованиям (Соколовская, 1937), у указанного вида x=7. Во-вторых, систематическое положение этого рода все еще не совсем ясно, хотя его автор — П. А. Смирнов (1946), отметив отсутствие сколько-нибудь близкого родства принадлежащих сюда видов с видами рода *Agrostis* L., куда они прежде относились, указал на относительную близость рода *Zingeria* к роду *Milium* L. К тому же, виды *Zingeria* с небольшим числом довольно крупных хромосом вообще являются удобным объектом для кариологического исследования. Смирнов относил к своему новому роду лишь два вида довольно близкого родства: *Z. biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. из района Нижней Волги (этот вид указывается еще для Крыма и Предкавказья, хотя достоверных экземпляров оттуда мы не видели) и *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. из Закавказья и Передней Азии. В последнее время Й. Хртек (J. Chrtek, 1963) включил в род *Zingeria* еще два вида: *Z. verticillata* (Boiss. et Bal.) Chrtek из Турции и *Z. densior* (Hack.) Chrtek из Румынии. Последний из этих видов, который, судя по описанию, не отличается от *Z. trichopoda*, и исследовался в кариологическом отношении (Björkman, 1956) под ошибочным названием «*Z. biebersteiniana*»; материал для этого исследования был получен из Румынии. Наконец, еще один, впервые переведенный здесь в род *Zingeria* вид — *Z. kochii* (Mez) Tzvel. comb. nova (=*Milium kochii* Mez, 1921, Repert. Sp. Nov., 17 : 211) распространен также в Закавказье, но в значительно более сухих районах верхней части бассейна р. Аракса. Этот вид, изотипы которого имеются в Гербарии Ботанического института Академии наук СССР, габитуально во многом сходен с *Milium vernale* Bieb. и не случайно был принят первым коллектором К. Кохом, собравшим его близ города Эчмиадзин в Армении, за этот последний вид. Лишь при более детальном анализе морфологических признаков *Zingeria kochii* легко бросаются в глаза такие резкие отличия этого вида от всех видов рода *Milium*, как значительно более тонкие (травянисто-перепончатые) густо опушенные по поверхности нижние цветковые чешуи (у видов *Milium* они кожистые и совершенно голые), а также полное отсутствие шипиков на веточках метелок. В то же время, от *Zingeria trichopoda* он отличается более крупными колосками и более короткими веточками относительно небольших метелок.

Нами исследовались кариотипы двух видов рода *Zingeria*, зерновки которых были взяты с многочисленных гербарных экземпляров, собранных летом 1960 г. для издания в «Гербарии флоры СССР». Экземпляры одного из видов — *Z. trichopoda* (Boiss.) P. Smirn. — имеют этикетку: «Грузинская ССР, Богдановский р-н, между с. Богдановка и оз. Ханчали, 12 VII 1960, № 1039, Н. Цвелев и С. Черепанов», экземпляры второго вида — *Z. kochii* (Mez) Tzvel. — этикетированы: «Армянская ССР, левый берег р. Ахурян у с. Арапи западнее г. Ленинакан, 7 VII 1960, № 892, Н. Цвелев и С. Черепанов».

Зерновки проращивались в земле в горшках и на фильтровальной бумаге в чашках Петри. Кончики зародышевых корней фиксировались, по Навашину, в отношении 10 : 4 : 1 в течение 24 часов. После обычной цитологической проводки через парафин приготовлялись препараты толщиной 12 μ и окрашивались железным гематоксилином Гайденгайна. Рисунки выполнялись при помощи рисовального аппарата РА-4.

Один из изученных нами видов — *Z. trichopoda*, оказался диплоидом с числом хромосом, кратным четырем: 2n=8 (см. рисунок, *а*). Совпадение полученного числа хромосом у *Z. trichopoda* с числом, полученным С. Бьёркманом (Björkman, 1956) для *Z. densior*, при отсутствии сколько-нибудь существенных морфологических различий между этими видами, является дополнительным доводом в пользу их объединения в один вид — *Z. trichopoda*. У второго изученного вида — *Z. kochii*, нами установлено число хромосом 2n=12 (см. рисунок, *б*), что явилось, в значительной степени, неожиданностью. Ведь, если этот вид является диплоидом (т. е. его основное число x=6), то в данном случае имеет место крайне редко встречающийся в семействе злаков факт наличия разных основных чисел у двух видов очень близкого родства. Обычно же (как мы уже отмечали выше) одни и те же основные числа хромосом являются общими не только для всех видов таких крупных и полиморфных родов семейства, как *Poa* L., *Festuca* L. и *Calamagrostis* Adans. (где x=7), но и для многих триб. Поэтому в случае изученных нами видов рода *Zingeria* более вероятно, что *Z. kochii* является не диплоидом, а триплоидом с x=4, как и у *Z. trichopoda*. Это могло бы быть, например, в том случае, если бы этот вид являлся апомиктическим видом, но виды *Zingeria* в этом отношении еще не изучались.

Что касается третьего вида рода *Zingeria* — *Z. biebersteiniana*, то полученное для него А. П. Соколовской (1937) число хромосом 2n=14 все же вызывает некоторое сомнение, а образцы, по которым проводилось определение числа хромосом, к сожалению, не сохранились. Этот вид не менее, а, пожалуй, даже еще более близок к *Z. trichopoda*, являясь по отношению к нему эколого-географической расой очень близкого родства. Не случайно известный граминолог Э. Гаккель принимал *Z. trichopoda* за разновидность *Z. biebersteiniana*, называя ее *Agrostis biebersteiniana* var. *densior* Hack. Подобные случаи, когда очень близкие виды имеют основные числа хромосом x=4 (у *Z. trichopoda*) и x=7 (у *Z. biebersteiniana*), в семействе злаков еще не известны. Напротив, в настоящее время в результате кариологических исследований видов злаков все более вырисовывается вполне определенная закономерность: ряды близко родственных и географически замещающих друг друга монотипических видов (или подвидов одного политипического вида) оказываются одновременно и полиплоидными рядами. Основные числа хромосом при этом остаются постоянными, а диплоидные виды (или подвиды) обычно оказываются (на основании анализа морфологических признаков, а также их ареала и экологии) наиболее «древними», исходными для других, полиплоидных видов (или подвидов) ряда. Пример подобного рода можно привести из очень обстоятельной и интересной работы Соколовской (1937). По данным этого автора, ряд *Caninae* Schischk. рода *Agrostis* L. является одновременно и полиплоидным рядом, виды которого имеют следующие числа хромосом: *A. canina* L. — 2n=14 (диплоид), *A. trinii* Turcz. — 2n=28 (тетраплоид), *A. planifolia* C. Koch — 2n=42 (гексаплоид), *A. borealis* Hartm. — 2n=56 (октоплоид). Наиболее подвинутыми в эволюционном отношении являются здесь, как и следовало ожидать, высокогорный кавказский вид *A. planifolia* и наиболее северный вид *A. borealis*. Подобная же закономерность отмечается Соколовской и в другой, более сложной группе видов рода *Agrostis*, примыкающих к *A. stolonifera* L. (=*A. alba* auct.). *A. tenuis* Sibth. (=*A. vulgaris* With.) имеет одинаковое число хромосом с *A. stolonifera* (2n=28), это, по-видимому, подтверждает, что данные два вида, несмотря на частое образование гибридов между ними, все же не имеют близкого родства и принадлежат к разным видовым рядам (о чем говорит и их частая совместная встречаемость). Исходя из отмеченной закономерности можно было бы и в случае видов *Zingeria trichopoda* и *Z. biebersteiniana* предполагать существование полиплоидных отношений между ними, причем второй из этих видов на основании таких особенностей своей морфологии, как сильно удлиненные и растопыренные при плодах веточки более крупных метелок и ножки колосков (своеобразное приспособление к распространению плодов типа «перекати-поля»), а также более мелкие колоски, может считаться более продвинутым в эволюционном отношении. К сожалению, *Z. biebersteiniana* является видом очень редким и собиравшимся лишь немногими коллекторами, вследствие чего получить по нему материал для исследования мы не имели возможности.



Метафазные пластинки из клеток меристемы корней.

а — *Zingeria trichopoda* (Boiss.) P. Smirn.; *б* — *Zingeria kochii* (Mez) Tzvel.

В отношении родства рода *Zingeria* с другими родами злаков, наиболее интересными данными мы обязаны в последнее время А. Мелдерису (Melderis, 1956), описавшему с гор тропической восточной Африки (Кения) новый род *Keniochloa* Meld. с типом *K. chionogeton* (Pilger) Meld. (=*Agrostis chionogeton* Pilger). Два вида этого рода — небольшие высокогорные многолетники, по строению колосков значительно приближающиеся к роду *Zingeria*, с которым автор не без достаточных оснований и сближает свой новый род. Близость этих двух родов подтверждается и данными кариологии, а именно у исследовавшегося Мелдерисом вида *Keniochloa hedbergii* Meld. число хромосом также равно 8 (то есть x=4). Однако род *Keniochloa* в свою очередь показывает настолько близкое родство с небольшой группой видов ранее описанного рода *Colpodium* Trin., включающей тип этого рода — *C. versicolor* (Stev.) Schmalh., что, по мнению одного из авторов настоящей статьи, специально изучавшего род *Colpodium* (Цвелев, 1964), оба вида *Keniochloa* должны быть переведены в род *Colpodium* и получить названия: *C. chionogeton* (Pilger) Tzvel. comb. nova (=*Agrostis chionogeton* Pilger, 1926, Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin-Dahlem, 9 : 510) и *C. hedbergii* (Meld.) Tzvel. comb. nova (=*Keniochloa hedbergii* Meld. 1956, Svensk Bot. Tidskrift, 50, 4 : 542). Причиной того, что Мельдерис не обратил внимания на большое сходство между родом *Colpodium* и описанным им новым родом, является, по-видимому, то обстоятельство, что род *Colpodium* в том объеме, в котором он последнее время принимался, является крайне неоднородным и состоящим из нескольких не связанных друг с другом сколько-нибудь ясным родством групп видов, объединяемых главным образом на основании таких конвергентно возникших признаков, как широко перепончатые по краю чешуи колосков и отсутствие шипиковидных трихом. Если группа видов *Colpodium* sensu stricto, о которой уже шла речь выше, показывает довольно близкое родство с родом *Zingeria* и, возможно, даже дала начало этому последнему роду, другие группы видов, на наш взгляд, заслуживающие выделения в самостоятельные роды, показывают более или менее ясное родство с родами *Poa* L., *Puccinellia* Parl., *Catabrosa* Beauv. и *Arctagrostis* Griseb. Гетерогенность рода *Colpodium* в его прежнем широком объеме подтверждается и имеющимися кариологическим данными. Так, согласно А. П. Соколовской

и О. С. Стрелковой (1948), виды *Colpodium ponticum* (Bal.) Woronow, *C. colchicum* (Albov) Woronow и *C. altaicum* Trin. имеют основное число хромосом x=7, как у рода *Poa* L. и у многих других родов трибы *Festuceae*, а у *C. variegatum* Boiss. (=*C. balansae* Woronow) x=5, как у рода *Catabrosa* Beauv., занимающего весьма обособленное положение в трибе *Festuceae*. Уже исходя из этих данных и учитывая большое сходство в строении колосков у подрода *Catabrosella* Tzvel. рода *Colpodium* sensu lato, к которому принадлежит вид *Colpodium variegatum*, с родом *Catabrosa*, следует выделить этот подрод из рода *Colpodium* в самостоятельный род *Catabrosella* Tzvel. gen. n.=*Colpodium* subgen. *Catabrosella* Tzvel. (Цвелев, 1964 : 12), включая в него также подрод *Nevskia* Tzvel. Типом рода *Catabrosella* является вид *C. humilis* (M. B.) Tzvel. comb. n. (=*Aira humilis* M. B. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 57). Выделяя род *Catabrosella*, нет никаких оснований оставлять в роде *Colpodium* и другие подроды этого рода, которые должны быть выделены в самостоятельные роды: *Hyalopoa* Tzvel. gen. nov. = *Colpodium* subgen. *Hyalopoa* Tzvel. (Цвелев, 1964 : 6) с типом *H. pontica* (Bal.) Tzvel. =*Catabrosa pontica* Bal. 1874, Bull. Soc. Bot. Fr., 21 : 15) и *Paracolpodium* Tzvel. gen. n.=*Colpodium* subgen. *Paracolpodium* Tzvel. (Цвелев, 1964 : 9) с типом *P. altaicum* (Trin.) Tzvel. comb. n. (=*Colpodium altaicum* Trin. 1829. in Ledeb. Fl. Alt., 1 : 100).

Таким образом, в результате проведенного кариологического исследования двух видов рода *Zingeria*, один из которых переведен в этот род впервые, подтвердился интересный факт присутствия в этом роде весьма редкого в семействе злаков наименьшего основного числа хромосом x=4. Один из исследовавшихся видов — *Z. trichopoda*, оказался диплоидом с числом хромосом 2n=8. Второй вид — *Z. kochii*, имеет число хромосом 2n=12, и, вероятнее всего, является триплоидом с x=4, хотя возможность того, что x=6, все же не исключена. В отношении родственных связей рода *Zingeria* с другими родами злаков мы считаем наиболее близким к нему (а возможно, и исходным для него) род *Colpodium* Trin., но не в его широком объеме, который принимался до настоящего времени, а в значительно более узком объеме, включающем лишь виды установленного одним из авторов настоящей статьи подрода *Colpodium* (Цвелев, 1964) и виды недавно описанного рода *Keniochloa* Meld. (Melderis, 1956).

Литература

Авдулов Н. П. (1931). Карио-систематическое исследование семейства злаков. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., приложение 44. — (Смирнов П. А.) Smirnov P. A. (1946). Zingeria P. Smirn., genus novum Graminearum (Tribus Stipeae). Бюлл. Моск. общ. исп. прир. Отд. биолог., 51, 2. — Соколовская А. П. (1937). Карио-географическое исследование рода *Agrostis* L. Бот. журн. СССР, 22, 5. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1939). Географическое распределение полиплоидов. II. Исследование флоры Алтая. III. Исследование флоры альпийской области центральной части Кавказского хребта. Учен. зап. Ленингр. гос. пед. инст. им. Герцена, 66. — Цвелев Н. Н. (1964). О роде *Colpodium* Trin. Новости сист. высш. раст. — Björkman S. O. (1956). *Zingeria biebersteiniana* (Claus) P. Smirn. — one more grass species with the chromosome number 2n=8. Svensk Bot. Tidskr., 50, 3. — Chrtek J. (1963). Bemerkungen zur Gattung *Zingeria* P. Smirn. Novit. Bot. Horti Bot. Univ. Carol. Prag., 1963. — Melderis A. (1956). New taxa of afroalpine grasses. Svensk Bot. Tidskr., 50, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено I 1965).

УДК 576.312.3 : 58 (97) 368

П. Г. Жукова

КАРИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

Среди арктических островов о. Врангеля выделяется богатством своей флоры. Б. Н. Городков (1943), изучавший флору острова в 1938 г., установил, что в составе ее насчитывается около 160 видов сосудистых растений.[1]

Многие произрастающие здесь виды представляют большой интерес с точки зрения кариосистематики и в первую очередь растения, находящиеся на острове у крайнего северного предела своего распространения (*Primula borealis* Duby, *Sanguisorba officinalis* L. s. l., *Ranunculus grayi* Britton, *R. borealis* Trautv., *Potentilla multifida* L. s. l., *Pulsatilla multifida* (Pritz.) Juz. и др. Физико-географические условия острова могли значительным образом отразиться на процессе видообразования у этих растений.

Кроме того, имеющиеся на острове местонахождения целого ряда видов значительно удалены от основных частей их ареалов. Таковы *Lesquerella arctica* (Wormskj.) Wats., *Koeleria asiatica* Domin, *Erigeron compositus* Pursh, *Carex obtusata* Liljebl. и другие, впервые найденные на острове В. В. Петровским. Дизъюнкции ареалов этих видов могли образоваться во время последней морской трансгрессии.

Наконец, кариологическое изучение такого вида, как *Puccinellia colpodioides* Tzvel., по-видимому эндемичного для о. Врангеля, представляет особый интерес для его систематической обработки.

Нами определены числа хромосом у 34 видов, корешки которых были зафиксированы для анализа в 1964 г. в полевых условиях В. В. Петровским.

Корни фиксировались для кариологического анализа жидкостью Навашина. Препараты окрашивались железным гематоксилином Гайденгайна. Видовая принадлежность образцов установлена для *Draba* А. И. Толмачевым; для видов сем. *Gramineae* — Н. Н. Цвелевым; для остальных видов — В. В. Петровским и Б. А. Юрцевым. Пользуюсь случаем выразить признательность моим уважаемым коллегам за оказанную помощь. Результаты исследования представлены в таблице.

Числа хромосом растений о. Врангеля

Виды	Основное число хромосом	2n
Festuca baffinensis Polun.	7	28
F. bracsyphylla Schult.	7	42
F. rubra L. s. l.	7	56
Poa alpigena (Fries) Lindm.	7	56
P. bryophila Trin.*	?	63
P. komarovii Roshev.	?	Свыше 70
P. glauca Vahl	7	56
P. pseudoabbreviata Roshev.*	7	14
Puccinellia angustata (R. Br.) Rand. et Rendf.	7	42
P. colpodioides Tzvel.*	7	14
Roegneria villosa V. Vassil.*	7	28
Trisetum spicatum (L.) Richt.	7	28
Allium schoenoprasum L.	8	16
Ranunculus grayi Britton *	8	16
R. pygmaeus Wahl.	8	16
Cardamine hyperborea O. E. Schulz *	10	40
Draba nivalis Liljebl.	8	16
Lesquerella arctica (Wormskj.) Wats.	5	60
Saxifraga hieracifolia Waldst. et Kit.	?	100
Chrysosplenium wrightii Franch. et Savat.	6	24
Ch. tetrandrum (Lund) Th. Fries	6	24
Sanguisorba officinalis L. s. l.	7	14
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch. s. l.	8	32
Androsace bungeana Schischk. et Bobr.*	10	20
A. ochotensis Willd. s. l.*	10	40
Primula borealis Duby	9	36
Polemonium boreale Adams	9	18
Myosotis asiatica Schischk. et Serg.	6	24
Valeriana capitata Pall.	7	56
Artemisia tilesii Ledeb.	0	18
Erigeron komarovii Botsch.*	9	18
Nardosmia frigida (L.) Hook.	10	60
Saussurea tilesii Ledeb.	?	48
Taraxacum sp.	8	24

Наши данные по числу хромосом для трех видов (*Oxytropis nigrescens* s. l., *Primula borealis* и *Sanguisorba officinalis* s. l.) отличаются от данных, ранее опубликованных другими авторами.

Особый интерес представляет *Oxytropis nigrescens* — вид, обычный на равнинах заенисейской Арктики и в горных районах арктической Восточной Сибири и Аляски. Этот вид характеризуется значительной морфологической изменчивостью. *O. nigrescens* из арктических районов Аляски имеет 16 соматических хромосом (Holmen, 1962).

---

[1] По сообщению В. В. Петровского, исследовавшего флору острова в 1964 г. и изучившего сборы предыдущих коллекторов, она насчитывает свыше 200 видов цветковых растений.

* Звездочкой отмечены виды, для которых числа хромосом публикуются впервые.

У образца того же вида, выращенного из семян, собранных в окрестностях бухты Тикси (Якутская АССР), по определениям Ледингема и Ривера (Ledingham a. Rever, 1963) 2n также равно 16. Материал с юго-восточной окраины Чукотского полуострова (Жукова, 1965) и с о. Врангеля характеризуется 32 хромосомами. Различия в числах хромосом у *O. nigrescens* s. l. заставляют обратить особое внимание на выяснение видовой принадлежности растений с о. Врангеля и с Чукотского полуострова. Тем более, что в пределах *O. nigrescens* s. l. уже давно были описаны несколько таксонов: *Astragalus pygmaeus* Pall.=*Oxytropis nigrescens* ssp. *pygmaea* (Pall.) Hult., *Astragalus pumilio* Pall.=*Oxytropis nigrescens* ssp. *pumila* (Pall.) Hult., *O. nigrescens* ssp. *bryophila* (Greene) Hult. (Hultén, 1941—1950).

Как уже упоминалось выше, для *Primula borealis* о. Врангеля является самой северной точкой ее ареала. На Аляске и Юконе этот вид представлен диплоидной расой с 2n=18 (Thomas, 1951); растения с о. Врангеля являются тетраплоидами с 2n=36.

Для такого широко распространенного полиморфного вида, каким является *Sanguisorba officinalis* s. l., самое низкое, ранее известное число хромосом было 2n=28 (Nakajima, 1936; Larsen, 1959; Erdtman u. Nordborg, 1961; Nordborg, 1963). Октоплоидные расы (2n=56) отмечены для Скандинавии, Центральной Европы, Японии, Исландии (Nordborg, 1963). Число 2n=42 было установлено в образцах из Венгрии (Polya, 1950) и из Исландии (Löve A. a. D. Löve, 1956). В материале с о. Врангеля *S. officinalis* s. l. в диплоидном наборе имеет 2n=14. До настоящего времени единственным диплоидом (2n=14) в роде *Sanguisorba* и всей трибе *Sanguisorbeae* считался североамериканский однолетник *S. annua* Nutt. (Nordborg, 1958).

В данном случае для всех трех видов (*Oxytropis nigrescens* s. l., *Primula borealis* и *Sanguisorba officinalis* s. l.) установлены новые числа хромосом.

Многие исследователи (Левитский и Кузьмина, 1927; Соколовская и Стрелкова, 1941, 1960; Skalinska, 1964; Жукова, 1965, и др.) при изучении природного материала указывают на существование различных кариологических рас в пределах одного и того же вида. Однако в ряде случаев выделение кариологических рас связано с недостаточной изученностью соответствующего таксона в систематическом отношении. Не исключена возможность, что некоторые кариологические расы являются самостоятельными видами.

Интересные сведения получены для мятлика *Poa bryophila* (2n=63), который морфологически отличается от *P. glauca* лишь характером опушения нижних цветковых чешуй и имеет совершенно сходную экологию (Цвелев, 1964). Предположения, высказанные Н. Н. Цвелевым относительно того, что *P. bryophila* может рассматриваться как гибрид, согласуется с нашими данными. По всей вероятности, *P. bryophila* — аллополиплоид, недостаточно обособленный в географическом и в морфологическом отношении. Одной из исходных форм для *P. bryophila*, как предполагает Цвелев, могла быть *P. glauca*. Кариологическое изучение *P. glauca* в разных точках ее ареала может дать много ценного для установления более определенных таксономических границ этого вида и родственных ему таксонов.

Литература

Городков Б. Н. (1943). Полярные пустыни острова Врангеля. Бот. журн. СССР, 4. — Жукова П. Г. (1965). Кариологическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. Бот. журн., 7. — Левитский Г. А. и Н. Е. Кузьмина. (1927). Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подр. *Eu-Festuca*). Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 17, 3. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1941). Полиплоидия и кариологические расы в условиях Арктики. Исследование флоры о. Колгуева. ДАН СССР, 32, 2. — Соколовская А. П. и О. С. Стрелкова. (1960). Распространение полиплоидных видов в Евразиатской Арктике. Бот. журн., 3. — Цвелев Н. Н. (1964). Арктическая флора СССР, 2, род *Poa*. — Erdtman G. u. G. Nordborg. (1961). Über Möglichkeiten die Geschichte verschiedener chromosomen zahlenrassen von *Sanguisorba officinalis* und *S. minor* pollenanalytisch zu beleuchten. Bot. Not., 114, 1. — Holmen K. (1962). Chromosome studies in some arctic Alaskan *Leguminosae*. Bot. Not., 115, 1. — Hultén E. (1941—1950). Flora of Alaska and Yukon, I—X. — Larsen K. (1959). Cytology of the genus *Sanguisorba*. Nature, 184 : 743. — Ledingham G. E. a. B. M. Rever. (1963). Chromosome numbers of some southwest Asian species of *Astragalus* and *Oxytropis* (*Leguminosae*). Canad. Journ. of Genet. and Cytol., 5, 1. — Löve A. a. D. Löve. (1956). Cytotaxonomical evolution of the Icelandic flora. Acta Horti Gotob., 20. — Nakajima G. (1936). Chromosome numbers in some crops and wild angiosperms. Japan. journ. of Genet., XII, 4. — Nordborg G. (1958). Släktet *Sanguisorba*. Kromosomtalsbestämningar pa svenskt material. Bot. Not., 111, 1. — Nordborg G. (1963). Studies in *Sanguisorba officinalis* L. Bot. Not., 116, 2. — Polya L. (1950). Magyarországi növenyfajark kromoszomészamai. Ann. Biol. Univ. Debzecen, 1, 46—56. — Skalinska M. (1964). Additions to chromosome numbers of Polish angiosperms (fifth contribution). Acta Soc. bot. Polon., 33, 1. — Thomas J. H. (1951). A collection of plants from Point Lay, Alaska. Contr. Dudley Herb., 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 V 1965).

УДК 581.3 : 582.671

О. В. Вальцева и Е. И. Савич

О РАЗВИТИИ ЗАРОДЫША У *NYMPHAEA CANDIDA* PRESL И *N. TETRAGONA* GEORGI

С 2 рисунками

Сем. *Nymphaeaceae*, принадлежащее к порядку *Ranunculales* (Engler, 1964 г.), относится к числу наиболее древних покрытосемянных: ископаемые остатки нимфейных (пыльца *Nelumbo*, *Castalia*) известны из юрских отложений мезозойской эры. Нимфейные большинством ботаников рассматриваются как дериват древнейших и примитивнейших *Polycarpicae* — *Magnoliales* (Hui, 1955; Тахтаджян, 1959). В своем строении они сохранили ряд примитивнейших признаков: однобороздные микроспоры, имеющиеся лишь у очень немногих и примитивных двудольных (*Magnoliales*, *Piperales*, у некоторых *Aristolochiales*), гомоксильное (первично бессосудистое) строение (Тахтаджян, 1961, и др.). Особенно большой интерес сем. *Nymphaeaceae* представляет для уяснения вопроса о происхождении однодольных, так как его представители обладают признаками как двудольных, так и однодольных растений (расположенные без видимого порядка закрытые проводящие пучки в корневище *Nymphaea*, рано отмирающий первичный корень, тройной тип цветка у *Cabomba* и других, одна семядоля, якобы образовавшаяся путем срастания двух семядоль — у *Nelumbo*). Еще в начале нашего века Lyon (1901) предлагал перенести *Nymphaeaceae* в класс однодольных и даже двудольные рассматривать как происшедшие из однодольных через сем. *Nymphaeaceae*.

В настоящее время, однако, вопреки этому большинство ботаников согласны в том, что большая часть (или все) однодольных в своем происхождении связана с древнейшими двудольными (Тахтаджян, 1959, 1961).

В качестве исходной группы среди однодольных обычно рассматривают пор. *Alismatales* (сем. *Alismataceae*, *Butomaceae*), представители которого имеют цветки с апокарпным гинецеем (Тахтаджян, 1959) или выводят их из общего предка (Engler, 1964).

В последнее время опубликовано несколько работ по развитию зародыша у некоторых *Nymphaeaceae*, показывающих в эмбриологическом отношении тесную связь их с *Helobiae* в широком понимании. Среди них наибольший интерес представляют работа Гутенберга и Мюллер-Шредера (Guttenberg u. Müller-Schroeder, 1958) и особенно исследование К. И. Мейера (1960) по эмбриологии *Nuphar luteum* Sm. В первой из них приводятся данные, подтверждающие взгляды прежних авторов о наличии у *Nuphar luteum* одной семядоли, за которую они принимают 1-й лист почечки (plumula). Расположенные ниже *plumula* листовидные образования они рассматривают в качестве выростов подсемядольного колена.

К. И. Мейер, переисследовавший эмбриологическое развитие *Nuphar luteum*, отверг приведенную этими исследователями трактовку строения зародыша и показал, что у *N. luteum* имеются две настоящие семядоли, которые «закладываются и развиваются совершенно так же, как и у любого двудольного, возникая на вершине предзародыша в виде двух одинаковых бугорков, развивающихся впоследствии в семядоли. Возникают они в то время, когда у зародыша еще не дифференцированы ни подсемядольное колено, ни главный корень».

Таким образом, *Nuphar* является настоящим двудольным растением, но в дальнейшем развитии почечки в отличие от остальных двудольных 1-й лист развивается по типу однодольных. Он занимает терминальное положение, сдвигая зачаток 2-го, следующего листа и точку роста в сторону. Почечка, таким образом, закладывается на вершине зародыша, между семядолями, но дальнейшее ее развитие идет по типу однодольных.

В свете этих исследований представляет большой интерес вопрос о развитии зародыша у других нимфейных.

В данной статье излагаются результаты изучения развития зародыша у кувшинки *Nymphaea*. Материал по эмбриологии двух видов — *Nymphaea candida* и *N. tetragona*, был собран в 1961 и 1962 гг. в Подмосковье — в Балашихе, на Бобошинском озере (*N. tetragona*) и на Учинском водохранилище (*N. candida*). Фиксация проводилась 96° спиртом и смесью Карнуа. Обработка велась обычным способом. Микротомные срезы окрашивались железным гематоксилином и гематоксилином Равица с дальнейшей дифференцировкой железо-аммиачными квасцами и подкраской эозином.

Зародышевый мешок *Nymphaea candida* развивается по нормальному типу из базальной мегаспоры тетрады. Он имеет несколько вытянутую форму и располагается в микропилярной части семяпочки. Яйцеклетка имеет обычное строение. Синергиды отличаются от нее несколько меньшими размерами и расположением ядер. Антиподы рано разрушаются. При оплодотворении одна из синергид разрушается, другая же сохраняется очень долго.

Зигота приступает к делению почти одновременно с оплодотворенным вторичным ядром зародышевого мешка, иногда немного раньше. В это время вторичное ядро находится в нижней части зародышевого мешка. Зигота делится и образует ряд клеток, расположенных друг над другом. Нижние, обращенные к халазе клетки вскоре начинают делиться и в продольном направлении. К этому времени нередко становится заметным подвесок, состоящий обычно из 4—5 клеток (рис. 1, *1*). В дальнейшем, в результате деления клеток в разных направлениях, зародыш становится булавовидным, а затем

шарообразным (рис. 1, *2*). При первом делении триплоидного ядра между двумя ядрами эндосперма образуется поперечная перегородка, отделяющая верхнюю — микропилярную, бо́льшую часть зародышевого мешка от нижней — халазальной, меньшей (рис. 1, *3*). Верхняя клетка эндосперма вскоре снова делится и образует несколько клеток, расположенных в один ряд. В это время ядра эндоспермальных клеток большие, почти не отличаются от ядер зародыша (рис. 1, *4*).

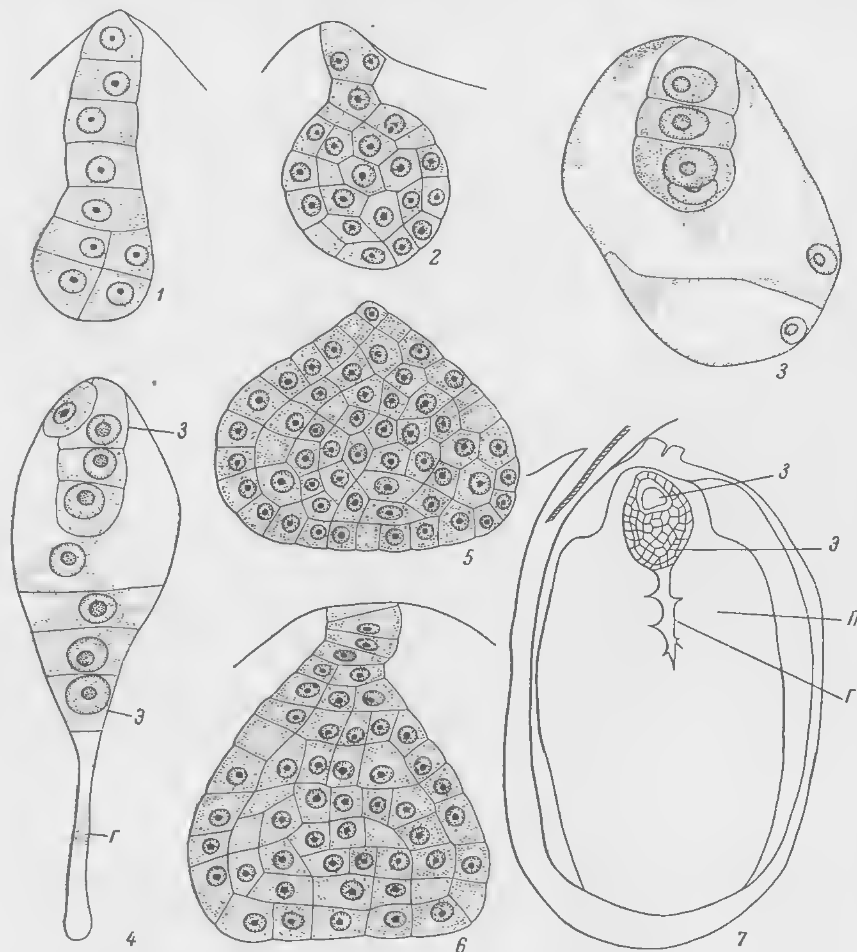


Рис. 1.

1 — молодой зародыш *N. candida* с 5-клеточным однорядным подвеском; *2* — шарообразный зародыш *N. candida*; *3* — образование первых двух клеток эндосперма и 4-клеточный зародыш *N. candida*; *4* — полость зародышевого мешка с 3-клеточным зародышем и рядом клеток эндосперма. Внизу гаустория с разрушенным ядром; *з* — зародыш, *э* — эндосперм, *г* — гаустория. *5* — зародыш *N. candida* на более поздней стадии развития; *6* — зародыш *N. tetragona* на более поздней стадии развития; *7* — схема строения семени *Nymphaea candida*. Обозначения те же, что на детали 4, *п* — перисперм.

В дальнейшем деление клеток эндосперма в микропилярной части зародышевого мешка происходит в разных направлениях. Развитие эндосперма идет очень быстро; уже на стадии булавовидного зародыша он заполняет всю полость зародышевого мешка. На стадии шаровидного зародыша становится заметным разрушение клеток эндосперма. Клетки его сохраняют оболочки, но почти лишены плазменного содержимого, лишь ядра окружены небольшим количеством плазмы, но клетки эндосперма, примыкающие к тканям нуцеллуса, сохраняются и имеют более или менее нормальный вид, заполнены протоплазмой, имеют ядро и много мелких вакуолей.

Нижняя, халазальная клетка эндосперма вскоре вытягивается в трубку, разрастающуюся в довольно длинную гаусторию и проникающую в нуцеллус. Внутри такой гаустории обычно остается одно ядро, которое больше не делится. Клетки нуцеллуса в это время сильно разрастаются. Они заполнены протоплазмой и снабжены крупными ядрами. По мере развития зародыша такую структуру получают все клетки нуцеллуса. Клетки перисперма, прилегающие к гаустории, разрушаются, и их остатки заметны в виде сильно окрашивающихся сгустков. Расположенные к периферии от гаустории клетки перисперма претерпевают заметные изменения. Они заполняются протоплазмой, в которой находятся в большом количестве блестящие гранулы — зерна

крахмала.[1] Перисперм становится типичной питательной тканью. По мере потребления содержимого клеток перисперма гаустория проникает все глубже и доходит на стадии зрелого семени примерно до 1/3 семяпочки у *N. candida* и до середины у *N. tetragona* (рис. 1, *7*).

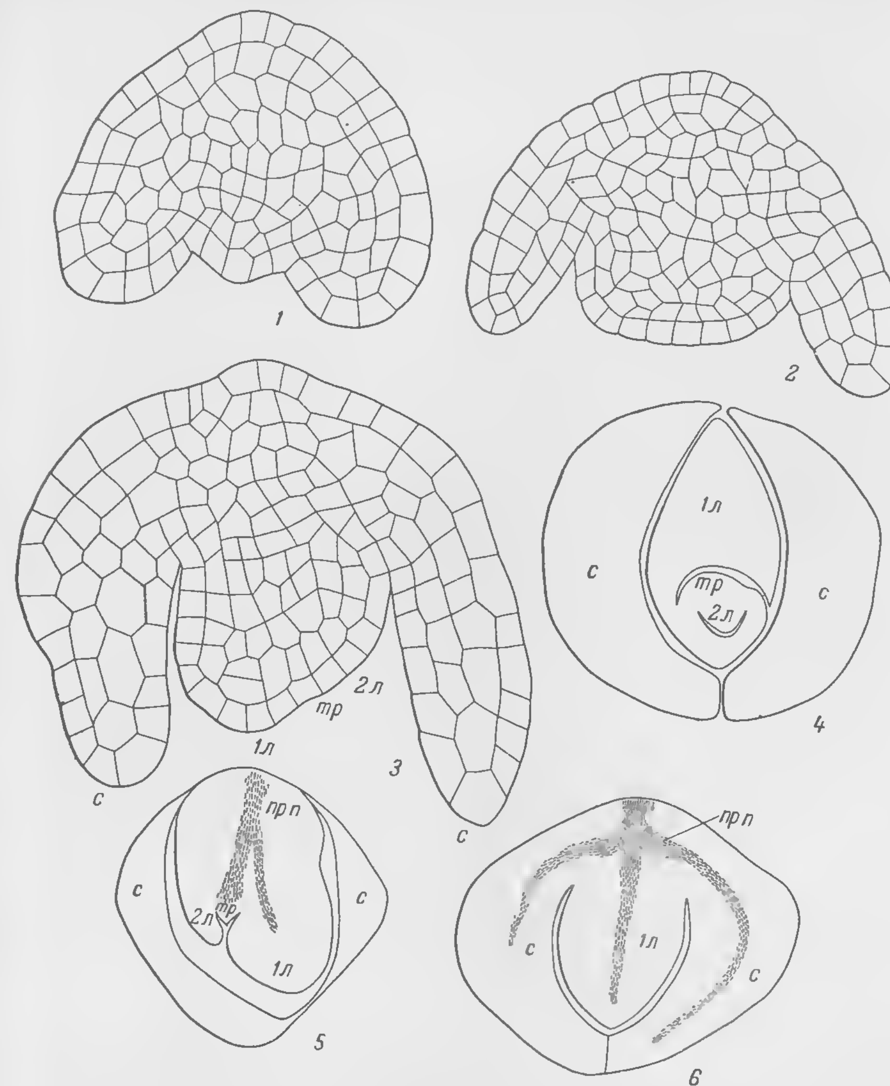


Рис. 2.

1 — зародыш *N. tetragona* с почечкой и двумя семядолями; *2* — зародыш *N. candida* с двумя семядолями; начинают формироваться 1-й и 2-й листы почечки; *3* — зародыш *N. candida* из еще более поздней стадии. Видно образование 1-го и 2-го листьев, корешка, точки роста стебля. Семядоли уже большие; *с* — семядоли, *тр* — точка роста стебля, *1л* — 1-й лист, *2л* — 2-й лист; *4* — поперечный разрез через зародыш *N. candida*. Обозначения те же, что на детали 3. *5*, *6* — продольный разрез через зародыш *N. candida* в другой плоскости, прошедшей через семядоли. Обозначения те же, что на детали 3; *прп* — проводящий пучок.

В то время, когда зародыш имеет хорошо развитые семядоли и почечку с двумя листьями, от эндосперма остается лишь один постенный слой. Клетки его довольно крупные, имеют таблитчатую форму, сильно вакуолизированы. В них имеются хорошо выраженные ядра с ядрышками, зернистая протоплазма, сильно окрашивающаяся гематоксилином.

Таким образом, развитие эндосперма у *Nymphaea* идет по типу, сходному с гелобиальным, с образованием в нижней части зародышевого мешка одноядерной гаустории и в верхней его части клеточного эндосперма. Гаустория у *Nymphaea* образуется после

[1] Для выяснения природы гранул в перисперме нами были проведены различные реакции. Для обнаружения крахмала была проведена обычная реакция J + JK. В перисперме обнаружилось большое количество крахмальных зерен, в эндосперме и семядолях крахмала совсем не оказалось. Реакция на суммарные белки (реакция с бром-

оплодотворения и является эндоспермальной гаусторией. Такое же развитие гаустории указывает Кук (Cook, 1902) для *Castalia, Nelumbo* и *Nymphaea advena*. Шарообразный зародыш вскоре уплощается в своей обращенной к халазе части (рис. 1, *5*) вследствие деления клеток как зародыша, так и подвеска в разных направлениях; последний на этой стадии у *N. candida* является одно- или 2—3-клеточным. У *N. tetragona* подвесок нитевидный, сохраняется дольше (рис. 1, *6*). Затем на плоской стороне зародыша, в середине его, намечается небольшое вздутие — будущая почечка, а по обеим сторонам от него закладываются два небольших бугорка — примордии будущих семядолей (рис. 2, *1*).

Обе семядоли растут одинаково быстро и ровно, постепенно обрастая, затем окружая центральный бугорок (рис. 2, *2* и *6*). Оба вида *Nymphaea*, как и *Nuphar luteum*, имеют две хорошо выраженные семядоли и являются таким образом типичными двудольными растениями.

В то время, когда начинают расти семядоли, в центральной части зародыша между семядолями закладываются бугорки 1-го и 2-го настоящих листьев (рис. 2, *3*). 1-й лист закладывается в плоскости, перпендикулярной к семядоле, что видно на поперечном разрезе через зародыш (рис. 2, *4*). 1-й лист быстро растет и очень скоро занимает терминальное положение. Между 1-м и 2-м листом формируется точка роста стебля (рис. 2, *5*). В это время хорошо видны проводящие пучки, идущие в 1-й лист и почечку. На рис. 2, *6* показан срез зародыша, прошедший через семядоли. Видны пучки, идущие в семядоли и в 1-й лист. У основания зародыша виден зачаток первичного корня.

Таким образом, развитие почечки у *Nymphaea candida* и у *N. tetragona* идет несколько иначе, чем у остальных двудольных, и вполне сходно с развитием ее у *Nuphar luteum* (Мейер, 1960). У двудольных после образования семядолей на вершине предзародыша сразу закладывается точка роста побега и на ней уже последовательно формируются будущие листья.

У *Nymphaea*, как и у *Nuphar*, после формирования семядолей на вершине предзародыша закладываются бугорки — примордии 1-го и 2-го листьев и лишь затем между ними формируется точка роста стебля.

1-й лист plumula — развивается быстрее и занимает терминальное положение, сдвигая 2-й лист и точку роста в сторону. В результате получается картина, сходная с той, что наблюдается у зародыша однодольных. Однако у однодольных терминальное положение занимает не 1-й лист почечки, а одна из семядолей, в то время как другая подавляется на той или иной стадии развития зародыша (Яковлев, 1946, 1958; Haccius, 1952; Baude, 1956; Swamy a. Lakshmann, 1962; Кудряшов и Савич, 1963; Кудряшов, 1964) и, таким образом, у них, по сравнению с *Nymphaeaceae*, произошло сокращение цикла развития.

Nymphaea, как и *Nuphar*, по характеру развития зародыша занимают промежуточное положение между типичными двудольными и однодольными растениями.

Прослеженное нами развитие plumula у *Nymphaea*, сходное с развитием ее у однодольных, подтверждает соображение о родстве этих групп и вероятном происхождении однодольных от общих с *Nymphaeales* предков.

Литература

Кудряшов Л. В. (1964). Происхождение односемядольности однодольных на примере *Helobiae*. Бот. журн., 4. — Кудряшов Л. В. и Е. И. Савич. (1963). Некоторые данные в эмбриологии *Alisma plantago aquatica*. Бюлл. МОИП, LXII. 2 — Мейер К. И. (1960), *Nuphar luteum* Sm. Бюлл. МОИП., LXV, 6. — Пирс Э. (1962). Гистохимия. — (Тахтаджян А.) Takhtajan A. (1959). Die Evolution der Angiospermen. — Тахтаджян А. Л. (1961). Происхождение покрытосемянных. — Яковлев М. С. (1946). Однодольность в свете данных эмбриологии. Сов. бот., XIV, 6. — Яковлев М. С. (1958). Принцип выделения основных, эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосемянных. Пробл. бот. III. — Baude B. (1956). Die Embryoentwicklung von *Stratiotes aloides*. Planta, 46, 6. — Cook M. T. (1902). Development of the embryo-sac and embryos of *Castalia odorata* and *Nymphaea advena*. Bull. Torr. Bot. Club, 29. — Guttenberg K. u. R. Müller-Schroëder. (1958). Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von *Nuphar luteum*. Planta, 51, 4. — Haccius B. (1952). Die Embryoentwicklung bei *Ottelia alismoides* und des Problem des terminalen monocotyledon Keimblatt. Planta, 40. — Hui Lin-li. (1955). Classification and Phylogeny of *Nymphaeaceae* and allied Families. The Americ. Middland Naturalist, 54, 1. — Lyon H. H. (1901). Observations on the embryogenes of *Nelumbo*. Minnesota Bot. Stud., 2 (5). — Swamy B. a. K. K. Lakshamann. (1962). Contribution to the embryology of the *Najadaceae*. Journ. Indian Bot. Soc., 41, 2. — Swamy B. a. N. Parameswaran. (1962). On the origin of cotyledon and epicotyl in *Potamogeton indicus*. Oesterr. Bot. Zeit., 109, 3.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова.

(Получено 1 VI 1965).

фенол-синим) показала наличие большого количества белков в первом листе, почечке и подсемядольном колене. Значительно меньшее количество белков в семядолях, эндосперме и перисперме. Нингидриновая реакция показала наличие свободных аминокислот в почечке и незначительное количество их в семядолях, эндосперме и перисперме. Нитропруссидная реакция показала, что сульфгидрильные группы, находящиеся в растущей части зародыша (почечка), связаны с белком. Реакции проведены по Пирсу (1962).

ОБЗОРНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.82 : 581.823 : 581.824 (048)

Е. Ю. Дертева

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ЭНДОДЕРМЫ

С 7 рисунками

При обсуждении проблемы поступления и передвижения воды и веществ по тканям корня в радиальном направлении внимание исследователей всегда привлекает эндодерма — слой клеток, лежащих на границе коры и центрального цилиндра. Во всех выдвигаемых концепциях механизма передвижения веществ эндодерме отводится определенное место, иногда очень значительное.

Интерес к этой ткани не случаен. Он объясняется, во-первых, уникальностью ее положения — она представляет пограничный слой между двумя совершенно различными по строению и функциям системами тканей (кора—центральный цилиндр), во-вторых, сложностью биохимических процессов, протекающих в ее клетках, но главное, своеобразием строения ее клеточных оболочек.

Изучение эндодермы имеет длительную историю. Особенно много исследований по эндодерме выполнено в Германии (Марбургская школа под руководством Артура Мейера) и в Англии (школа Пристли). Наиболее полная сводка работ по эндодерме принадлежит Гуттенбергу (Guttenberg, 1943). Обширные гистохимические исследования проведены Ван Флитом (Van Fleet, 1942а, 1942б, 1943, 1946, 1947, 1950, 1952, 1957, 1961). Тем не менее, как будет показано в дальнейшем, многие вопросы, касающиеся структуры и функции эндодермы, до сих пор остаются открытыми.

Впервые подробно эндодермальная ткань была описана Каспари (Caspary, 1858, 1866). Он указывает, что уже до него различные авторы наблюдали этот слой, особенно в корнях. На поперечных срезах побега *Elodea canadensis* Каспари обнаружил интересную особенность клеток этой ткани — наличие точкообразных утолщений на срезах радиальных стенок (рис. 1, *А*). Каспари считал, что назначение эндодермального слоя — обеспечение защиты лежащих за ним более хрупких тканей, поэтому он назвал его «защитной оболочкой».

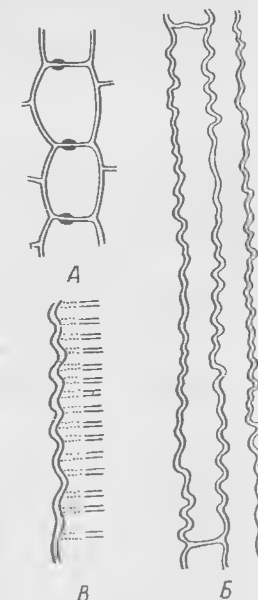


Рис. 1. Структура оболочек клеток эндодермы по Каспари (1866).

А — клетки эндодермы корня *Charlwoodia rubra* на поперечном срезе; *Б* — клетки эндодермы корня *Elodea canadensis* на тангентальном срезе; *В* — схематическое изображение строения стенок эндодермы в радиальном сечении (из Каспари, 1866).

Термин эндодерма введен в литературу Удеманом (Oudemans, 1861, — по: Гуттенберг, 1943), хотя он понимал под ним экзодерму в воздушных корнях орхидей. Де Бари (De Bary, 1877, — по: Гуттенберг, 1943) применил это название к внутренней защитной оболочке центрального цилиндра, и некоторое время говорили о наружных и внутренних эндодермах. С тех пор как для первых был узаконен термин «экзодерма», под эндодермой стали понимать только внутреннюю обкладку центрального цилиндра с полосами Каспари. По Гуттенбергу (1943), эндодермы — это однослойные оболочки, клетки которых связаны друг с другом без просветов и по крайней мере в молодом возрасте имеют полосу Каспари. Эзау (Esau, 1953 : 361) характеризует эту ткань следующим образом: «Морфологически специализированная эндодерма образует единственный слой плотно расположенных, внешне паренхиматозных клеток с характерной особенностью клеточных стенок».

Клетки эндодермы представляют собой продольно вытянутые призматические образования (рис. 2, *А*). В поперечном сечении они вытянуты главным образом тан-

генциально, имеют форму прямоугольника или эллипса и очень похожи друг на друга. Длина клеток примерно одинакова и довольно значительна. Поперечные стенки лежат горизонтально, иногда несколько косо.

Интересная особенность протопласта эндодермальной клетки — его связь с полосой Каспари, на которую указывали многочисленные исследователи. При плазмолизе (рис. 2, *Б*, *В*) он отходит от тангентальных стенок, но остается прочно связанным с радиальными и поперечными. Считают, что это обусловлено, во-первых, липоидным характером полосы Каспари, позволяющим протопласту внедриться в нее (Priestley a. Radcliff, 1924; Priestley a. Rhodes, 1926; Bryant, 1934; Schnee, 1936), а во-вторых, высокой вязкостью протоплазмы эндодермальных клеток (Behrisch, 1926).

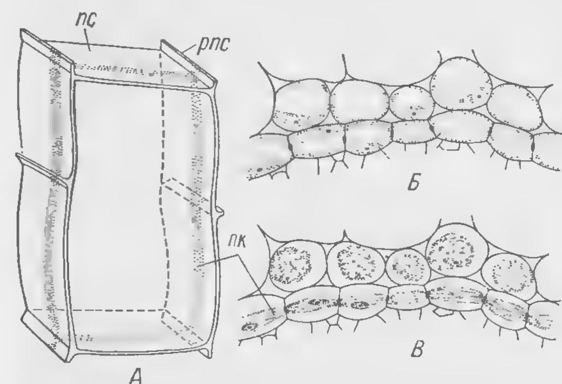


Рис. 2. Детали структуры эндодермы.

А — схематическое изображение клетки эндодермы; *Б* и *В* — иллюстрация действия спирта на клетки эндодермы и соседней паренхимы: *Б* — клетки до плазмолиза, *В* — клетки в состоянии плазмолиза (из Эзау, 1953); *пс* — поперечная стенка; *рпс* — радиальная продольная стенка; *пк* — полоса Каспари.

Состояние цитоплазматических структур в эндодермальной клетке было исследовано Фальком и Зитте (Falk u. Sitte, 1961) на ультратонких срезах корней *Clivia* и *Acorus*. Показано, что в цитоплазме клеток эндодермы не содержится свободных рибосом и имеется только небольшое количество элементов эндоплазматического ретикулума. Иногда в цитоплазме наблюдается обилие мелких вакуолей. Лейкопласты содержат большей частью крахмал. Их рыхлые внутренние мембранные системы располагаются различно — от неупорядоченных слоев до концентрических. Остальные клеточные органоиды (ядро, митохондрии, аппарат Гольджи и др.) и липоидные включения такие же, как в других клетках. По отношению к полосе Каспари эти структуры не занимают какого-либо закономерного положения. На периклинальных стенках обнаруживаются первичные поровые поля. Они встречаются не чаще, чем в оболочках соседних клеток.

Происхождение эндодермы

В литературе мы находим разногласия относительно генезиса эндодермы. Большинство исследователей считают ее самым внутренним слоем коры (Guttenberg, 1943; Williams, 1947; Heimsch, 1951; Esau, 1953; Wilcox, 1954; Stocking, 1956; Воронин, 1964); другие — самым наружным слоем стелы (Barrat, 1916; Eames a. Mac Daniels, 1947; Имс, 1964).

По Гуттенбергу (1943), уже на очень раннем этапе дифференциации корня эндодерма может быть идентифицирована, причем в различных систематических группах развитие эндодермы происходит по-разному в зависимости от строения инициальной меристемы. У большинства птеридофитов в кончике корня имеется единственная верхушечная клетка, дающая начало всем позднее образующимся тканям. При этом клетки эндодермы образуются из общих инициалей с клетками внутренней коры (рис. 3). Для других представителей птеридофитов (*Lycopodiales*, сем. *Filicineae*, род *Isoetes* из сем. *Isoetaceae*) характерно наличие группы верхушечных клеток вместо единственной клетки, в этом случае эндодерма также дифференцируется на раннем этапе развития и имеет общее происхождение с клетками коры.

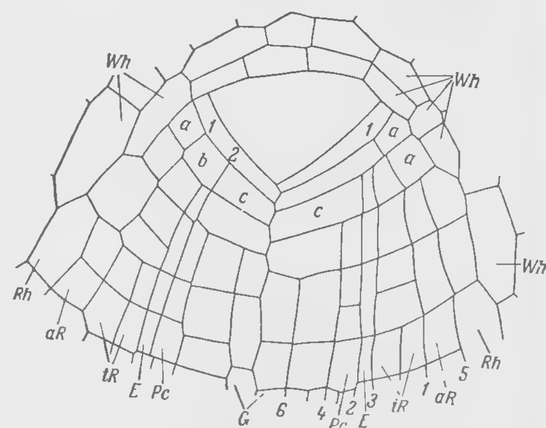


Рис. 3. Медианный продольный срез через верхушку корня *Ceratopteris thalictroides*.

1—6 — последовательные периклинальные деления. 1-е деление дает маленькую наружную клетку (*a*) и большую внутреннюю; 2-е деление — клетки *b* и *c*; 3-е деление клетки дает ковнутри клетку 5 эндодермы (*E*), кнаружи — клетку внутренней коры (*iR*); 4-е деление клетки *c* дает начало перикамбию (*Pc*); 5-е деление образует ризодерму (*Rh*) и наружную кору (*aR*); 6-е деление происходит в прокамбии, ковнутри отделяются инициалы сосудов (*G*); *Wh* — клетки корневого чехлика (из Гуттенберга, 1943).

У голосемянных (рис. 4) в апикальной части корня имеется цилиндр плеромы, окруженный однородной наружной оболочкой — периблемой. Самый внутренний слой

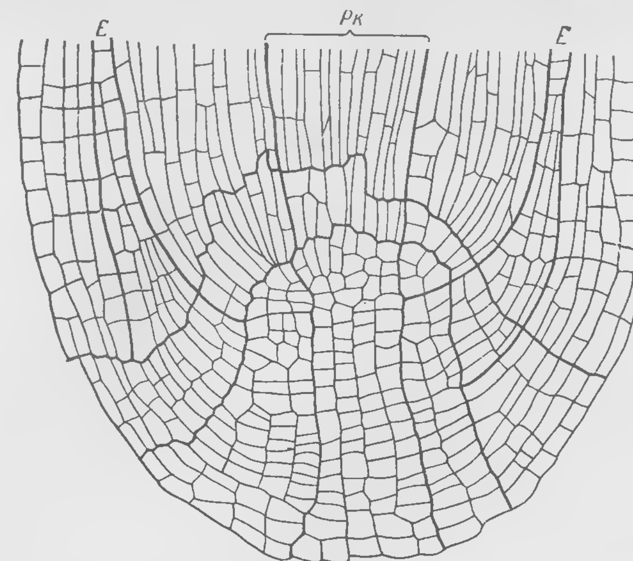


Рис. 4. Медианный продольный срез через боковой корень *Gnetum gnemon*.

E — эмбриональная эндодерма; *Pк* — прокамбий. Выделены комплексы клеток общего происхождения (из Гуттенберга, 1943).

оболочки после ряда делений сразу за кончиком корня превращается в эндодерму. То же наблюдается и в корнях покрытосемянных (рис. 5), где эндодерма также является самым внутренним слоем периблемы. Если в апикальной части корня периблема многослойна, то всегда именно внутренний слой дифференцируется в эндодерму. Итак, во всех группах растений эндодерма гистогенетически связана с наружными тканями (корою) и поэтому надо ее рассматривать как самый внутренний слой коры.

Вильямс (Williams, 1947) показывает, что у многочисленной группы высших растений слой клеток, впоследствии дифференцирующийся в типичную эндодерму, сначала действует как камбий и быстрыми тангенциальными делениями образует кору. Доказательством камбиальной природы эндодермального слоя автор считает наличие митотических фигур в клетках, обнаруживающих тангенциальное деление, а также радиальный характер расположения клеток коры, хорошо заметный на поперечных срезах. К выводу Вильямса о камбиальной деятельности будущей эндодермы присоединяется Хеймш (Heimsch, 1951), исследовавший развитие корня ячменя (*Hordeum sativum*).

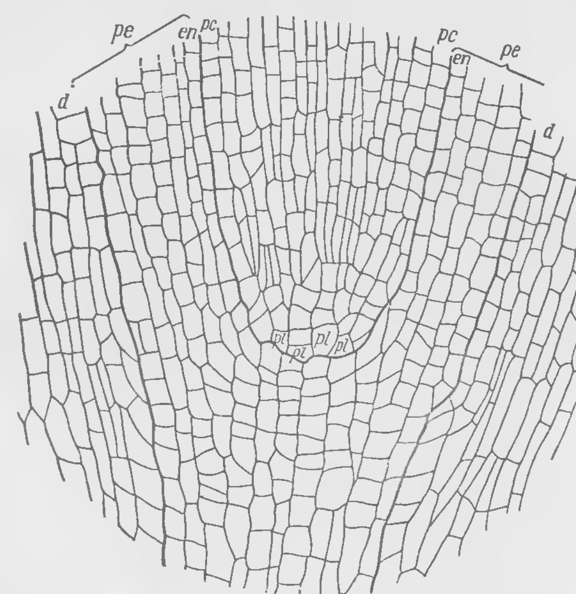


Рис. 5. Медианный продольный срез зародышевого корня *Lupinus elegans*.

d — дерматоген; *pe* — периблема; *pl* — инициалы плеромы; *en* — эндодерма; *pc* — перикамбий (из Гуттенберга, 1943).

Меристематическую фазу эндодермы Ван Флит (1961) называет проэндодермой. Он указывает, что проэндодерма может быть обнаружена гистохимически по высокому содержанию диоксифенолов, оксинафтолов и оксиантролов. В результате каждого деления клетки проэндодермы получаются две дочерние, из которых наружная становится клеткой коры, а внутренняя сохраняет способность к делению. Деления про-

эндодермы продолжаются до тех пор, пока в ее клетках не появляются свободные фенолы, нафтолы, антролы, различные алкалоиды и таннины. Ингибируют ли эти вещества дальнейшее деление непосредственно или действуют главным образом косвенно, пока неясно.

Стадии развития эндодермы

Проэндодерма, или, по Гуттенбергу (1943), эмбриональная эндодерма, — это слой инициальных клеток, из которых в процессе дифференциации возникает специализированная ткань. О типичной эндодерме говорят только тогда, когда на стенках ее клеток в поперечном сечении становится заметным пятно Каспари. Это — первичная стадия развития эндодермы.

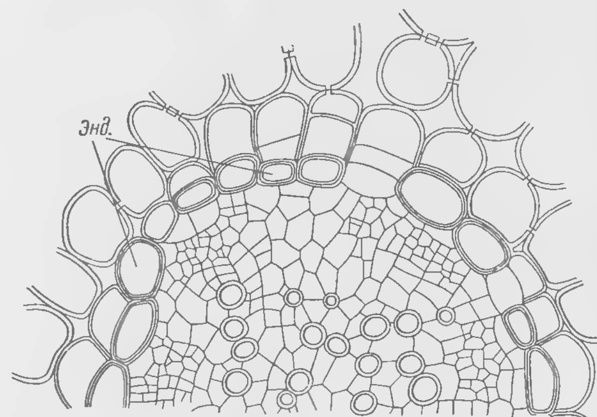


Рис. 6. Поперечный срез через корневище *Primula palinuri*.

Энд. — эндодерма во вторичном состоянии (из Гуттенберга, 1943).

Во вторичном состоянии эндодермы на стенках ее клеток появляется суберииновая пластинка (рис. 6). Считалось, что образование субериновой пластинки начинается от внутреннего края полосы Каспари (Priestley a. North, 1922), однако Магер (Mager, 1923, — по: Гуттенберг, 1943) показал, что, за некоторыми исключениями. она образуется равномерно по всей стенке. У папоротников развитие субериновой пластинки проходит три этапа. Первый показатель появления субериновой пластинки—наличие маленьких гранул или глобул жировых веществ на внутренней стороне клеточной стенки. Сначала глобулы очень малы, но постепенно увеличиваются в размерах, сливаются, образуя почти сплошной слой, — это гранулярная, вторичная стадия, которая легко выявляется в эндодерме молодых папоротников или в молодых растущих частях старых растений. Обычно этот слой быстро превращается в сплошную полутвердую пластинку, которая с возрастом полностью отвердевает. Последняя стадия — разрушение эндодермальной клетки и растрескивание твердой пластинки — наблюдается у старых растений папоротников. У покрытосемянных при вторичных изменениях эндодермы одновременно с отложением жира в области будущей субериновой пластинки происходит отложение целлюлозоподобных веществ, которые сохраняются в виде пластинки, даже если жировые включения удаляются при реакции омыления. Механизм образования суберина полностью не объяснен. По Пристли и Норф (Priestley a. North, 1922), он образуется при окислении и конденсации ненасыщенных жирных кислот.

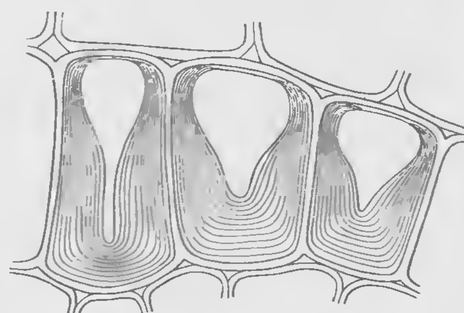


Рис. 7 Третичное состояние эндодермы корня *Iris gueldenstaedtiana* (из Ван Висселинга, 1886).

Ван Флит (1942а, 1942б) показал, что для накопления суберина в клетках необходима функционирующая окислительная система, и в эндодерме она имеется. В работе 1961 г. он дает следующую картину последовательного образования суберина в эндодермальных клетках: а) локализация ненасыщенных жирных кислот и неокисленных фенолов; б) начало их частичного окисления при участии ферментов липоксидазы и полифенолазы; в) сочетание окисления и продолжающегося отложения ненасыщенных жиров и фенолов. Сам автор считает, что гистохимическое исследование, связанное с выяснением происхождения субериновой пластинки, нельзя считать законченным.

Третичное состояние (рис. 7) эндодермы возникает путем постепенного наложения новых слоев целлюлозы на вторичную стенку. Часто эти слои видны в микроскоп без предварительной обработки. На поперечном срезе клетки эндодермы часто принимают U-образную форму, так как пластинки отлагаются на внутренней тангенциальной стенке и внутренней части радиальных и поперечной стенок. Третичные утолщения могут быть также равномерными со всех сторон (О-образные утолщения). Как и во вторичном состоянии, пластинки могут иметь внедрения, например внедрения кремниевой кислоты (Klinge, 1879, — по: Гуттенберг, 1943) — так называемые «тельца Раздорского» (по Борисову — Borissow, 1928). Слои могут быть лигнифицированы, тогда полосы Каспари не видны. У птеридофитов и голосемянных эндодерма никогда не достигает третичного состояния. У однодольных последовательные изменения в эндодерме и наступление третичного этапа выражены хорошо (иногда даже в надземных осях), в противоположность двудольным, у которых различия между вторичной и третичной стадией могут быть нерезкими (Esau, 1953).

Протоплазма в эндодермальных клетках сохраняется даже в третичной стадии.

Распространение эндодермы и ее формы в различных систематических группах высших растений

Исследования распространения эндодермы в различных органах птеридофитов проведены главным образом учеными Марбургской школы под руководством Артура Мейера (Rumpf, 1904; Mager, 1907; Bäsecke, 1908, и др.). Следует также назвать справочник по анатомии птеридофитов Огуры (Ogura, 1938) и сводку Гуттенберга (1943). Коротко эти данные сводятся к следующему. За некоторыми исключениями, птеридофиты обладают эндодермой в корне, стебле (корневище), в черешках вайи и листочках перистого листа, т. е. эндодерма проходит через все тело растения. Встречаются первичные и вторичные эндодермы; третичная эндодерма в ее обычной форме для этих групп растений неизвестна.

В корнях голосемянных эндодерма всегда имеется и быстро переходит из первичного состояния во вторичное, но никогда не достигает третичного. Стеблевые органы голосемянных всегда лишены эндодермы, только у хвойных она заходит более или менее глубоко в гипокотиль. Отмечают также, что сосудистый пучок в листьях хвойных окружен слоем клеток, которые ряд авторов называют эндодермой (Plaut, 1910; Soar, 1922; Белостоков, 1963). По мнению Гуттенберга (1943), здесь имеется только вторичная эндодерма, которой не предшествует первичная, и поэтому слой этот нужно называть «эндодермоидным».

В корнях покрытосемянных эндодерма всегда имеет очень правильное строение. На большом протяжении корня может сохраняться первичное, вторичное или третичное состояние в зависимости от вида растения. У многих паразитирующих или вторично упрощенных форм растений эндодерма вообще отсутствует (омела, заразиха, касситы, подстемоновые). В корневищах эндодерма встречается часто и у однодольных и у двудольных. Иногда она имеется в гипокотиле.

Данные о распространении и стадиях развития эндодермы у растений разных систематических групп позволили некоторым исследователям рассматривать ее в плане филогении. У ряда ископаемых видов очень трудно установить наличие или отсутствие эндодермы, так как ткань в области эндодермы большей частью сохранилась плохо или вовсе не сохранилась. Все же анатомический анализ ископаемых видов позволяет заключить, что эндодерма отсутствует только у самых низших, безлистных, форм псилофитов (*Rhynia*, *Hornea*); у *Asteroxylon* отмечается присутствие слаборазвитой эндодермы; в стеблях *Lepidodendrales* и *Calamariales* она выражена отчетливо. Из современных наземных растений более примитивные группы имеют только первичную эндодерму (*Equisetaceae*, *Psilotaceae*, *Isoetaceae*, *Ophioglossaceae*, *Marattiaceae*, *Osmundaceae*). У более продвинутых птеридофитов и голосемянных эндодерма имеет также и вторичное состояние. Все три стадии эндодермы имеются только у покрытосемянных и селягинелл.

Все эти факты привели Гуттенберга к заключению, что первичный тип строения эндодермы, представляющий в онтогенезе первый этап развития этой ткани, является вместе с тем филогенетически наиболее древним.

Имс (1964) считает, что эндодерма у покрытосемянных большей частью является «остаточной» тканью и что в стеблях покрытосемянных она «находится в процессе угасания и исчезновения» (стр. 35). Эти положения нельзя считать бесспорными. Вопрос о направлениях специализации эндодермы в разных органах растений различных систематических единиц и экологических групп еще нуждается в дальнейших детальных исследованиях.

По Эзау (1953), гистохимический анализ дифференциации эндодермы показывает, что этот слой не имеет специального морфологического значения, но возникает в результате реакции между веществами, притекающими из проводящей системы и коры (Esau, 1953 : 362). Эта мысль иллюстрируется следующим примером. В надземных органах многих однодольных и почти всех двудольных в нормальных условиях в качестве самого внутреннего слоя коры очень часто возникает гомологичное эндодерме образование, так называемое «крахмальное влагалище». Однако у этиолированных растений вместо «крахмального влагалища» дифференцируется типичная эндодерма с пятнами Каспари (Priestley a. Ewing, 1923; Priestley, 1926; Bond, 1935; Venning, 1954). Этот факт показывает, что образование эндодермы со специализированными стенками, или «крахмального влагалища», или, наконец, отсутствие выраженного слоя эндодермы связано с природой органа и окружающими условиями (Van Fleet, 1942а, 1942б, 1950).

Физиологическая роль эндодермы

Существует очень много фактов, которые уже давно привели к предположению о наличии непосредственной связи между строением эндодермы и ее функциональным значением в данном органе. Известно, что у многих растений эндодерма длительное время остается в первичном состоянии. Первичная стадия эндодермы обычно приурочена к всасывающей зоне корня, и ее протяженность в корне меняется у разных групп

растений. Так, в корнях некоторых птеридофитов (*Marattiaceae*, *Ophioglossaceae*, *Osmundaceae* — по: Rumpf, 1904; *Azolla* и *Isoetes* — по: Mager, 1907; хвощовые — по: Plaut, 1910) и в корневищах папоротников первичное состояние эндодермы сохраняется очень долго. Корни многих однодольных и двудольных также могут длительное время иметь эндодерму в первичном состоянии. Это главным образом водные растения или обитающие в очень влажных условиях, как и перечисленные выше птеридофиты. В надземных органах покрытосемянных длительное первичное состояние эндодерм встречается редко, оно отмечено для водных растений или растений влажных местообитаний (из однодольных — в корневищах *Alhinia nutans*, *A. officinarum*, *Curcuma long*, *Tradescantia virginiana*; в облиственных побегах водных растений — у *Elodea canadensis*, у некоторых видов *Potamogeton* и т. д.; из двудольных у перечных — все по: Гуттенберг, 1943).

О многом говорит также соотношение первичной, вторичной и третичной зон эндодермы. Для корней характерна так называемая промежуточная зона, в которой клетки эндодермы, расположенные против лучей ксилемы, сохраняют свой первичный характер («пропускные клетки»), в то время как другие находятся во вторичном или даже третичном состоянии. У некоторых растений эта зона может доходить до базальной части корня, и, таким образом, замкнутой вторичной или третичной зоны в этих корнях вообще не наблюдается.

Вторичное состояние эндодермы, как уже указывалось, характеризуется наличием суберииновой пластинки; при этом, как считают, проницаемость эндодермальных клеток резко уменьшается. В этом состоянии эндодерма несет новую функцию — защиту центрального цилиндра от потери веществ, имеющихся в нем. Особенно это необходимо для растений сухих местообитаний, имеющих очень длинные корни. Из стеблевых органов вторичное состояние эндодермы характерно для корневищ, где утрачивается функция абсорбции, но возникает необходимость предотвращения потери питательных веществ и воды из центрального цилиндра.

Эндодерме с утолщенными оболочками приписывают, кроме того, роль барьера, удерживающего внутри стелы ростовые гормоны, которые таким образом накапливаются в перицикле и способствуют заложению боковых корней (Guttenberg, 1943).

Другая важная функция субериинизированных клеток эндодермы — механическая. У многих растений — особенно это характерно для старых корней однодольных, не имеющих вторичного утолщения, — наблюдается сильно утолщенная третичная эндодерма. Для корней двудольных с ярко выраженным вторичным ростом это нехарактерно.

Итак, субериинизированные формы эндодермы несомненно выполняют важную роль в растении и заслуживают более пристального изучения. Однако наибольшее физиологическое значение имеет эндодерма в первичном состоянии, так как она участвует в осуществлении корнем его основной функции — поглощении и проведении воды и питательных веществ.[1] Что позволяет прийти к этому заключению?

Выше говорилось о широком распространении эндодермы в первичном состоянии почти у всех групп растений и о приуроченности этой ткани к всасывающей зоне корня. Важным аргументом является наличие определенной последовательности в дифференциации тканей корня. Первые пятна Каспари появляются в эндодерме всегда на том же уровне корня, где дифференцируются первые сосуды протоксилемы. В тех зонах корня, где наблюдается вторичное изменение эндодермальных клеток, напротив ксилемных групп остаются так называемые пропускные клетки — клетки эндодермы в первичном состоянии.

Все перечисленные выше наблюдения являются доводами в пользу предположения об участии эндодермы в абсорбции воды и веществ растением. Как же представляют себе это участие?

Здесь все исследователи в первую очередь обращают внимание на характерную особенность эндодермальных клеток — наличие пояса Каспари.

Первым Руф де Лавизон (Rufz de Lavison, 1910) установил экспериментальным путем, что стенки эндодермы, имеющие поясок, непроницаемы для солей железа, никеля, меди и свинца; еще раньше Швенденер (1882, — цит. по: Priestley a. North, 1922) показал, что эти полосы препятствуют движению солей железа, свинца и меди из васкулярного цилиндра наружу.

Циненшпек (Ziegenspeck, 1921) выделил ряд веществ, неспособных проходить через эндодерму в центральный цилиндр или проходящих с большим трудом из-за непроницаемости пропитанных лигнином поясков Каспари и легко проходящих в сосуды после гибели плазмы клеток. Он особенно подчеркивает, что в процессе роста корня эндодерма появляется одновременно с началом осуществления корнем его абсорбционной деятельности или немного раньше, но никогда не позже, что указывает на тесную зависимость функции поглощения от эндодермы. Этот вывод был поддержан последующими работами (Haberlandt, 1924, и др.).

В работах Пристли с сотрудниками физиологическая роль эндодермы особенно подчеркивалась; интересно, что были сделаны попытки доказать ее опытным путем на неповрежденном растении. Они заключают, что проблема недоступна прямой экспериментальной проверке, но ряд косвенных наблюдений позволяет сделать вывод,

[1] Роль эндодермального барьера в газовой диффузии и участие эндодермы в контролировании движения кислорода между корой и стелой в корневище водного растения *Menyanthes trifoliata* L. обсуждаются Коултом (Coult, 1964).

что первичная эндодерма допускает прохождение воды и тех веществ, которые способны диффундировать через протопласт. При наличии непрерывной суберииновой пластинки прохождение воды и веществ (некоторые краски и соли) очень затруднено.

Особенно интересна работа Скотта и Пристли (Scott a. Priestley, 1928), в которой сделана попытка создать теорию механизма передвижения воды и веществ по корню в радиальном направлении и п. казана роль эндодермы в этом процессе.

Эти исследователи считают, что, если корни погружены в питательный раствор или находятся в почве с достаточным количеством влаги, внешний раствор может свободно диффундировать по межклетникам и клеточным стенкам, но останавливается перед относительно непроницаемой эндодермой. Здесь вода проходит осмотическим путем с различной интенсивностью в зависимости от концентрации растворов. Среди веществ, поступающих с водой, некоторые способны диффундировать и через эндодерму, другие не способны — частично или полностью (железо, некоторые краски). Таким образом, вещества аккумулируются эндодермой, а затем благодаря большей проницаемости ее клеток с внутренней стороны (из-за большей кислотности раствора внутри стелы) они поступают в центральный цилиндр. Итак, по мнению Скотта и Пристли, а также других исследователей, эндодерме принадлежит очень важная роль в регулировании поступления веществ в центральный цилиндр. Эта роль сводится к тому, что благодаря непроницаемости стенок эндодермы (полоса Каспари или субериновая пластинка) в поступлении веществ должен участвовать ее протопласт; таким образом осуществляется регуляция тока воды и различных веществ и контроль плазмы над этим процессом. Впоследствии многие исследователи присоединились к этому заключению (Crafts a. Broyer, 1938; Колосов, 1939, 1962; Arisz и др., 1951; Soran, 1959; Kaussmann, 1963, и др.), особенно обращая внимание на факт, что максимальная абсорбция воды и растворенных веществ происходит в той зоне корня, где эндодерма находится главным образом в первичном состоянии. С помощью микроавторадиографии (Ziegler и др., 1963) было показано, что при третичном состоянии эндодермы в корне ириса поступление ионов $S^{35}O_4$ происходит только через пропускные клетки.

Многие исследователи пытались объяснить механизм тока воды и растворенных веществ внутри эндодермальной клетки, однако и на сегодняшний день он остается невыясненным. Различные точки зрения обсуждаются и отвергаются Арнольдом (Arnold, 1952) в его большой теоретической работе о функциональном механизме клеток эндодермы. Сам Арнольд признает за эндодермой «функцию насоса» — вода и соли воспринимаются на наружной стороне и «перекачиваются» на внутреннюю; пояски Каспари препятствуют обратной диффузии веществ в кору, благодаря чему устанавливается направление транспорта.

В современной физиологической литературе степень участия эндодермы в проведении воды и растворенных веществ и форма ее участия разными авторами толкуется совершенно по-разному. Все зависит от того, какой концепции механизма передвижения веществ придерживается автор. В последние годы роль эндодермы в передвижении веществ обсуждается в особенности в связи с разработкой теории «свободного пространства».[1]

Согласно этой теории, часть растительной ткани представляет собой «свободное пространство», в которое поступающие вещества проникают путем диффузии. Первыми Хоуп и Стевенс (Hope a. Stevens, 1952) и независимо от них Батлер (Butler, 1953) применили это представление к изучению корней и показали реальность существования свободного пространства в корнях. Многие вопросы теории «свободного пространства» и в настоящее время являются дискуссионными, в частности вопрос о том, простирается ли оно до сосудов ксилемы или ограничено избирательно-проницаемым морфологически выраженным барьером. Согласно наиболее крайнему взгляду Хильмо (Hylmö, 1953, 1955, 1958) свободное пространство простирается через все ткани корня, и таким образом внешний раствор может двигаться массовым током до сосудов ксилемы. Точку зрения Хильмо разделяет Эпштейн (Epstein, 1956, 1960) и отчасти Крамер (Kramer, 1956). Многие, однако, считают, что свободное пространство ограничено в своем распространении слоем клеток эндодермы, которая представляет собой активный физиологический барьер для свободного движения ионов. В общем можно сказать следующее: все исследователи, придерживающиеся мнения, что свободное пространство надо связывать только с оболочками клеток и межклетниками, но не с цитоплазмой, видят в эндодерме с ее особой структурой стенок эффективный барьер, препятствующий свободной диффузии внешнего раствора (Butler, 1953; Brouwer, 1954; Jacobson и др., 1958; Laties, 1958; Soran, 1959; Bernstein a. Nieman, 1960; Bernstein a. Gardner, 1961; Emmert, 1961). Но есть и противники этого взгляда. Хильмо (1953) указывает, что экспериментально не установлено, мешают ли пояса Каспари водному току. Протопласт пропускных клеток, по его мнению, не оказывает сопротивления движению воды и растворенных веществ, и это позволяет думать что массовый ток через цитоплазму эндодермы возможен в тех же пределах, как и для всех клеток. Хильмо заключает, что физиологическая роль эндодермы «слишком преувеличена».

Хюбнер (Hübner, 1960), исследуя обмен H_2O, НДО на изолированных корнях *Vicia faba*, также приходит к выводу, что эндодерма является не большим препятствием для проникновения воды, чем паренхима корня, так как сегменты корня с различными эндодермальными образованиями не обнаруживали различий в скорости обмена H_2O/НДО.

[1] Литература по этому вопросу сведена в статьях М. Ф. Даниловой (1963) и М. Ф. Даниловой и Е. Ю. Дертевой (1964).

Крамер (1956) считает, что для определенного заключения о значении эндодермы необходимо ее более серьезное изучение. К этому мнению присоединяются также Боллард (Bollard, 1960), Рассел и Барбер (Russell a. Barber, 1960) и др.

СТРУКТУРА, ГЕНЕЗИС И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ПОЛОС КАСПАРИ

Каспари (1858), первым подробно исследовавший эти образования, описал их сначала как темные поры (рис. 1). Он считал, что такой оптический эффект создается в результате того, что перерезаются две соседние волнистые боковые стенки, и углубление между ними выглядит как темное пятно. Каспари считал также, что эта волнистость может быть характерна для всей стенки, в других случаях волнистым может быть только узкий лентовидный поясок. Он указывает, что по ширине волнистой части одревеснение первичной стенки происходит раньше и более интенсивно, чем на неволнистой части.

Дальнейшее развитие представлений Каспари о природе пятна мы находим в работе Ван Висселинга (van Wisselingh, 1924). Он подтверждает предположение Каспари о том, что пятно образуется путем локального опробковения и одревесиения и благодаря волнистости стенки.

Римбах (Rimbach, 1928) детально исследовал этот вопрос на многих растениях и показал, что пятно Каспари — не результат волнистости стенки, а представляет собой поперечное сечение химически измененного участка оболочки, называемого полосой Каспари. Однако когда стенка волнистая, зрительное впечатление пятна усиливается. Римбах считал, что волнистость стенок свойственна в естественном состоянии главным образом «втягивающимся» корням, так как их постепенное укорочение приводит к уменьшению размеров клеток. При этом полоса Каспари из-за внедрения различных веществ меньше способна к сокращению, чем остальные части оболочек, и при сокращении образует складки.

Итак, старые исследователи обратили внимание на интересный факт — волнистость стенок эндодермы. Однако в современной литературе мы не находим ссылок на эти данные. Даже Гуттенберг в сводке по эндодермам лишь вскользь касается этих представлений, а в современных учебниках по анатомии (Eames a. Mac Daniels, 1935, 1947; Esau, 1953; Kaussmann, 1963) нет даже упоминания о наличии волнистости.

Между тем волнистость оболочки клеток эндодермы в том месте где находится полоса Каспари, представляет наиболее характерную ее особенность; на продольных срезах эндодермальных клеток вся «полоса» представляет собой как бы гофрированную в поперечном направлении ленту (Данилова и Дертева, 1964).

Что касается механизма формирования полосы, то представления об этом весьма неопределенны. Во многом это объясняется, вероятно, трудностью выявления полосы Каспари на ранних этапах ее возникновения. Хейми (Heimsch, 1951) сообщает, что на поперечных срезах через кончик корня *Hordeum sativum* до появления ясно выраженного утолщения на радиальных стенках эндодермальных клеток можно обнаружить некоторый изгиб. Магер (Mager, 1932) на корнях *Impatiens*, нашел, что сначала возникают отдельные штрихи или полоски, а затем они соединяются, образуя поясок. Румпф (Rumpf, 1904) и Милиус (1913, по: Гуттенберг, 1943) установили, что полоса появляется в большинстве случаев вблизи внутренней тангенциальной стенки, и сначала она очень узкая, но потом постепенно расширяется, занимая почти всю радиальную стенку.

По Пристли и Радклиффу (1924), образование пояска происходит следующим образом: в центральном цилиндре высвобождаются ненасыщенные жировые вещества, которые диффундируют в направлении эндодермы; в радиальных стенках они задерживаются и благодаря наличию кислорода в межклеточных пространствах частично окисляются. Гуттенберг считает такое объяснение очень натянутым. По его мнению, образование полосы — результат деятельности самой клетки; вещество пояска не наносится сверху, а внедряется в оболочку, т. е. ведет себя более сходно с кутином, чем с пробкой. Доказательство он видит в наличии жировых веществ в протопласте самой эндодермальной клетки.

Гистохимическое исследование первичной эндодермы проведено Ван Флитом (1961), по большой ясности в вопрос о появлении пояска оно не внесло. Автор пишет, что поясок образуется на наружной поверхности эндодермальной клетки, в межклетниках, и так как после этого клетка увеличивается в радиальном направлении, то поясок занимает свое характерное положение. Таким образом, Ван Флит считает, подобно Пристли, что отложение пояска связано с притоком к наружной поверхности стенки клетки веществ извне. Кроме ненасыщенных жировых веществ, по радиальным стенкам диффундируют различные фенольные соединения, отлагаются здесь и частично окисляются.

Итак, существуют два мнения о происхождении пояска Каспари, и сейчас трудно отдать предпочтение одному из них. Как бы то ни было, образование пояска наблюдается в совершенно определенном месте оболочки, но ни та, ни другая точка зрения не дает ответа на вопрос — с чем связана строгая локализация химических изменений оболочки клеток эндодермы.

Арнольд (1952) указывает, что химическому изменению клеточной оболочки должно предшествовать изменение вещества срединной пластинки. Действительно, как показал еще Магер (Mager, 1907) на птеридофитах, после обработки жавелевой водой ($H_2SO_4+NH_3$) полоса Каспари разделяется на две половинки, между которыми находится разбухшая срединная пластинка. Вне полосы пластинка полностью растворяется. Этот опыт позволил предположить, что химический состав срединной пластинки в месте образования пояска несколько отличен от ее состава в обычной стенке. Пристли и Туппер-Карей (1922) показали, что внутри полосы срединная пластинка состоит не из пектата кальция, как обычно, а представляет собой пектинпротеиновый комплекс.

Каков химический состав самой полосы Каспари? Выяснению этого вопроса посвящены многочисленные исследования. Здесь прежде всего нужно назвать работы Пристли и его сотрудников (Priestley a. North, 1922; Priestley a. Tupper-Carrey, 1922; Priestley a. Radcliffe, 1924; Priestley a. Rhodes, 1926), а также Кроемера (Kroemer, 1903), Румпфа (1904), Цигеншпека (1921), Райковского (Rajkovsky, 1934) и др. Тем не менее многое в этом вопросе остается неясным и в настоящее время.

Химический анализ (микро- и макрохимический) позволяет установить, что в полосе Каспари имеются ненасыщенные жирные кислоты, частично окисленные жирные кислоты и их производные (образующиеся, возможно, при конденсации и полимеризации), а также свободные жиры. Полоса имеет сильно кислую реакцию — по мнению Ван Флита, за счет ненасыщенных жирных кислот. Было также обнаружено, что в пояске имеются флуоресцирующие вещества фенольного характера, причем в различных систематических группах растений характер флуоресценции различен. Вероятно, за счет всех этих включений полоса Каспари очень устойчива к действию кислот и щелочей и нерастворяется даже при кипячении в 30% КОН. После обработки кислотой или щелочью поясок всегда отчетливо виден.

Итак, отдельные компоненты полосы Каспари выявляются довольно отчетливо. Однако характер их соединения до сих пор неясен. Нет также четкого и единодушного ответа на вопрос — лигнифицирован поясок или суберинизирован?

Поскольку полоса дает реакцию на флороглюцин с HCl, многие авторы считают ее лигнифицированной (Rumpf, 1904; Ziegenspeck, 1921; Elisei, 1941; Van Fleet, 1961), хотя другие реакции на древесину не обнаруживают ее в одних корнях и могут показать ее наличие в других. Кюстер (Küster, 1956) считает, что при образовании пятен Каспари происходит опробковение узких радиальных стенок. Пристли (Пристли и Норф, 1922; Пристли и Радклиф, 1924) и Ван Висселинг (1926) говорят о суберинподобном веществе, отличном от суберина, а Кауссман (1963) называет вещество пояска эндодермином, подчеркивая названием его специфику.

Таким образом, химический состав и структура пояска Каспари, как видно из приведенного обзора литературы, не выяснены в должной мере.

Применение электронномикроскопического анализа — самого современного метода исследования — пока существенно не продвинуло решение этих вопросов. Количество таких работ очень невелико. Только две работы имеют непосредственное отношение к обсуждаемым вопросам. Эти работы выполнены Фальком и Зитте (1961) на корнях *Clivia* и *Acorus* и Лич (Leech и др., 1963) на корнях *Zea mays*. К сожалению, примененная ими методика не позволила сделать заключение о структуре пояска Каспари. Констатируется лишь состояние эндодермальной клетки на определенном уровне корня, но не прослеживается развитие эндодермы и формирование пояска Каспари в онтогенезе растения.

Не существует также и прямых экспериментальных доказательств физиологической роли эндодермы, что связано с трудностью постановки экспериментов с живыми тканями корня.

Вероятно, только более детальное изучение структуры оболочек клеток эндодермы позволит приблизиться к пониманию ее функционирования в различных физиологических условиях.

Литература

Белостоков Г. П. (1963). Анатомическое строение проростков хвойных древесных растений. ДАН СССР, 148, 3. — (Борисов Г.) Borissow G. (1928). Weiteres über die Rasdorskyschen Körperchen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 46. — Воронин Н. С. (1964). Эволюция первичных структур в корнях растений. Уч. зап. Калужск. гос. пед. инст., естеств. фак., 13. — Данилова М. Ф. (1963). О принципах строения проводящего аппарата проростков двудольных. Бот. журн., 9. — Данилова М. Ф. и Е. Ю. Дертева. (1964). Данные анатомии и физиологии о передвижении воды и растворенных веществ по тканям корня. Бот. журн., 9. — Имс А. Д. (1964). Морфология цветковых растений. — Имс А. Д. и Мак Даниэльс. (1935). Введение в анатомию растений. — Колосов И. И. (1939). Установление поглощающей зоны корней и роли корневых волосков в поглощении веществ. Сов. агроном., 5. — Колосов И. И. (1962). Поглотительная деятельность корней растений. — Arisz W. H., R. J. Helder, a. R. Van Nie. (1951). Analysis of the exudation process in tomato plants. J. Exp. Bot., 2, 6. — Arnold A. (1952). Über den Funktionsmechanismus der Endodermiszellen der Wurzellen. Protoplasma, 41, 2. — Barřat K. (1916). The origin of endodermis in stem of *Hippuris*. Ann. Botany, 30. — Bäsecke P. (1908). Beiträge zur Kenntnis der physiologischen Scheiden der Achsel und Wedel der Filicineen sowie über den Ersatz des Korkes bei dieser Pflanzengruppe. Bot. Zeitschr., 66. — Behrisch R. (1926). Zur Kenntnis der Endodermiszelle. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 44, 3. — Bernstein L. a. W. R. Gardner. (1961). Perspective of function of free space in ion uptake by roots. Science, 133, 3463. — Bernstein L. a. R. Nieman. (1960). «Apparent free space» of plant

roots. Plant Physiol., 35, 5. — B o l l a r d E. G. (1960). Transport in the xylem. Ann. Rev. Plant Physiol., 11. — B o n d G. (1935). The endodermis in light grown and etiolated shoots of *Leguminosae*; a contribution to the causal study of differentiation in the plant. Trans. Roy. Soc. Edinb., 58, 2. — B r o u w e r R. (1954). The regulating influence of transpiration and suction tension on the water and salt uptake by roots of intact *Vicia faba* plants. Acta Bot. Neerl., 3, 2. — B r y a n t A. E. (1934). A demonstration of the connection of protoplasts of the endodermal cells with the Casparian strip in the roots of barley. New Phytol., 33. — B u t l e r G. W. (1953). Ion uptake by young wheat plants. II. «Apparent Free Space» of wheat roots. Physiol. Plantarum, 6, 3. — C a s p a r y R. (1858). Die Hydrilleen. (Anacharideen Endl.). Jahrb. f. Wiss. Bot., 1. — C a s p a r y R. (1866). Bemerkungen über die Schutzscheide und die Bildung des Stammes und der Wurzel. Jahrb. f. Wiss. Bot., 4. — C o u l t D. A. (1964). Observations on the gas movement in the rhizome of *Menyanthes trifoliata* L., with comments on the role of the endodermis. J. Exp. Bot., 15, 44. — C r a f t s A. S. a. T. C. B r o y e r. (1938). Migration of salts and water into xylem of the roots of higher plants. Amer. J. Bot., 25, 7. — E a m e s A. J. a. M a c D a n i e l s. (1947). An introduction to Plant Anatomy. — E l i s e i F. G. (1941). Ricerche microfluoroscopiche sui punti di Caspary. Atti Ist. Bot. Univ. Pavia, 13. — E m m e r t F. H. (1961). Evidence of a barrier to lateral penetration of P^{32} across roots of intact transpiring plants based on measurements of xylem stream composition. Physiol. Plantarum, 14, 3. — E p s t e i n E. (1956). Mineral nutrition of plants. Mechanisms of uptake and transport. Ann. Rev. Plant Physiol., 7. — E p s t e i n E. (1960). Spaces, barriers and ion carriers. Ion absorption by plants. Amer. J. Bot., 47, 5. — E s a u K. (1953). Plant Anatomy. — F a l k H., P. S i t t e. (1961). Untersuchungen am Caspari-Streifen. Europ. Region. Confer. electron microscopy, 2. — G u t t e n b e r g H. von. (1943). Die physiologischen Scheiden. Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt. I, Theil 2, Bd. 5. — H a b e r l a n d t G. (1924). Physiologische Pflanzenanatomie. — H e i m s c h Ch. (1951). Development of vascular tissues in barley roots. Amer. J. Bot., 38, 7. — H o p e A. B. a. P. G. S t e v e n s. (1952). Electrical potential differences in bean roots and their relation to salt uptake. Austr. J. Sci. Res., 5. — H ü b n e r G. (1960). Zum Wassertransport in *Vicia faba*. Flora, 148, 4. — H y l m ö B. (1953). Transpiration and ion absorption. Physiol. Plantarum, 6, 2. — H y l m ö B. (1955). Passive components in the ion absorption of the plant. I. The zonal ion and water absoprtion in Brouwer's experiments. Physiol. Plantarum, 8, 2. — H y l m ö B. (1958). Passive components in the ion absorption of plant. II. The zonal water flow, ion passage and pore size in roots of *Vicia faba*. Physiol. Plantarum, 11, 2. — J a c o b s o n L. R., J. H a n n a p e l a. D. R. M o o r e. (1958). Non-metabolic uptake of ions by barley roots. Plant Physiol., 33, 4. — K a u s s m a n n B. (1963). Pflanzenanatomie. — K r a m e r P. I. (1956). Roots as absorbing organs. Encycl. Plant Physiol., 3. — K r o e m e r K. (1903). Wurzelhaube, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Biblioth. Bot., 59. — K ü s t e r E. (1956). Die Pflanzenzelle. — L a t i e s G. G. (1959). Active transport of salt into plant tissues. Ann. Rev. Plant Physiol., 10. — L e e c h J. H., H. H. M o l l e n h a u e r, J. W h a l e y. (1963). Ultrastructural changes in the root apex. Sympos. Soc. Exp. Biol., 17. — M a g e r H. (1907). Beiträge zur Anatomie der physiologischen Scheiden der Pteridophyten. Biblioth. Bot., 66. — M a g e r H. (1932). Beiträge zur Kenntnis der primären Wurzelrinde. Planta, 16. — O g u r a V. (1938). Anatomie der Vegetationsorgane der Pteridophyten. Handbuch der Pflanzenanatomie, 7, 2B. — P l a u t M. (1910). Untersuchungen über die physiologischen Scheiden der Gymnospermen, Equisetaceen und Bryophyten. Jahrb. f. Wiss. Bot., 47. — P r i e s t l e y J. H. (1926). Light and growth. On the anatomy of etiolated plants. New Phytol., 25, 3. — P r i e s t l e y J. H. a. J. E w i n g. (1923). Physiological studies in plant anatomy. VI. Etiolation. New Phytol., 22, 1. — P r i e s t l e y J. H. a. E. N o r t h. (1922). The structure of the endodermis in relation to its function. New Phytol., 21, 2. — P r i e s t l e y J. H. a. F. M. R a d c l i f f e. (1924). A study of the endodermis in the *Filicineae*. New Phytol., 23, 4. — P r i e s t l e y J. H. a. E. R h o d e s. (1926). On the macrochemistry of the endodermis. Proc. Roy. Soc. London, 100, 701. — P r i e s t l e y J. H. a. R. M. T u p p e r - C a r r e y. (1922). Physiological studies in plant anatomy. IV. The water relations of the plant growing point. New Phytol. 21, 2. — R a j k o w s k i S. (1934). Badania histologiczne i morfologiczne nad scrodscornia w lodygach roslin Kwiatowych (Histology and morphology of endodermis in stems of flowering plants). Acta Soc. Bot. Polonia, 11. — R i m b a c h A. (1928). Endodermiswellung und Casparysche Punkte. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 46. — R u f z de L a v i s o n J. (1910). Du môde de pénétration de quelques sels dans la plante vivante. Rôle de l'endoderme. Revue génér. Bot., 22. — R u m p f G. (1904). Rhizodermis, Hypodermis und Endodermis der Farnwurzel. Biblioth. Bot., 62. — R u s s e l l R. S. a. D. A. B a r b e r. (1960). The relationship between salt uptake and the absorption of water by intact plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 11. — S c h n e e L. (1936). Bandplasmolyse der Endodermiszellen von *Cobaea scandens*. Protoplasma, 26. — S c o t t L. I. a. J. P r i e s t l e y. (1928). The root as an absorbing organ. I. A. reconsideration of the entry of water and salt in the absorbing region. New Phytol., 27, 3. — S o a r J. (1922). The structure and function of the endodermis in the leaves of the *Abietineae*. New Phytol., 21, 4. — S o r a n V. (1959). Cercetări privind dezvoltarea regiunilor absorbante ale sistemului radical sirolul acestora in absorbitie. Studiĭ si cercetări Biol. ARPR, 10, 2. — S t o c k i n g C. R. (1956). Histology and development of the root. Encycl. Plant Physiol., 3. — V a n F l e e t D. S. (1942a). The development and distribution of the endodermis and on associated oxidase system in monocotyledonous plants. Amer. J. Bot., 29, 1. — V a n F l e e t D. S. (1942б). The significance of oxidation in the endodermis. Amer. J. Bot., 29, 5. — V a n F l e e t D. S. (1943). The enzymatic and vitagen properties of unsaturated fats as they influence the differentiation of certain plant tissues. Amer. J. Bot., 30, 9. — V a n F l e e t D. S. (1946). An oxidation and absorption method for differentiating the endodermis and the collenchyma. Stain. Techn., 21. — V a n F l e e t D. S. (1947). The distribution of peroxidase in differentiating of vascular plants. Biodynamica, 6. — V a n F l e e t D. S. (1950). A comparison of histochemical and anatomical characteristics of the hypodermis with the endodermis in vascular plants. Amer. J. Bot., 37, 6. — V a n F l e e t D. S. (1952). The histochemical localisation of enzymes in vascular plants. Bot. Rev., 18. — V a n F l e e t D. S. (1957). Histochemical studies of phenolase and polyphenols in the development of the endodermis in the genus *Smilax*. Bull. Torrey Bot. Club, 84. — V a n F l e e t D. S. (1961). Histochemistry and function of the endodermis. Bot. Rev., 27, 11. — V a n W i s s e l i n g h C. (1866). La gaine du cylindre central dans la racine de Phanérogames. Arch. Néerl. Sci., 20. — V a n W i s s e l i n g h C. (1924). Die Zellmembran. Handbuch der Pflanzenanatomie, 3, 11. — V e n n i n g F. (1954). The relation of illumination to the differentiation of a morphologically specialized endodermis in axis of potato. Phytomorph., 4. — W i l c o x H. (1954). Primary organisation of active and dormant roots of the noble fir *Abies procera*. Amer. J. Bot., 41, 10. — W i l l i a m s B. C. (1947). The structure of the meristematic root tip and origin of the primary tissues in the roots of vascular plants. Amer. J. Bot., 34, 9. — Z i e g e n s p e c k H. (1921). Über die Rolle des Casparyschen Streifens der Endodermis und analoge Bildungen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 39. — Z i e g l e r H., J. W e i g l u. U. L ü t t g e. (1963). Mikroautoradiographischer Nachweiss der Wanderung von $S^{35}SO_4$ durch die Tertriärendodermis der His-Wurzel. Protoplasma, 56, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 22 V 1965).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 339.44 (411/414) : 019.941

The vegetation of Scotland. Edited by John H. Burnett. Oliver and Boyd. Edinburgh and London, 1964: 1—613. (**Растительность Шотландии.** Под редакцией Джона Х. Бернета).

Шотландия — чудесный уголок Британских островов с развитым горным рельефом, ясно выраженными следами четвертичного оледенения, обилием озер, большим разнообразием условий обитания растений и несколько лучше сохранившейся, по сравнению с другими местами Великобритании, естественной или близкой к ней растительностью. Несмотря на то что растительный покров Шотландии довольно интенсивно изучался на протяжении последних 70 лет, начиная с классических работ Роберта Смита (Robert Smith), во многом определивших направление дальнейших исследований, до последнего времени не было монографии, подводящей итоги ранее выполненных работ и дающей целостное представление о растительном покрове этой своеобразной горной страны. Опубликованная недавно монография под редакцией проф. Дж. Бернета, выход в свет которой был приурочен к открытию X Международного ботанического конгресса (Эдинбург, 3—12 августа 1964 г.), восполняет этот пробел. Благодаря любезности британских ботаников — основных организаторов упомянутого международного форума — каждый участник конгресса получил экземпляр монографии, что, конечно, способствовало ознакомлению ботаников, съехавшихся сюда из всех уголков земного шара и принимавших участие в экскурсиях, с растительным миром этого интересного края, вызывало увлекательные и плодотворные дискуссии по вопросам классификации и географии растительности.

Совпадение выхода книги в свет с открытием ботанического конгресса было, конечно, приятным. Однако значение этого труда далеко не исчерпывается той ролью, которую он сыграл в период конгресса. Эта большая, очень тщательно составленная монография, несомненно окажет значительное влияние на дальнейшее развитие фитоценологических исследований в Шотландии и за ее пределами.

В подготовке собственно ботанических разделов монографии, кроме редактора, написавшего также вводный раздел, принимали участие известные ботаники, проводившие в течение ряда лет изучение растительного покрова Шотландии: К. Гимингэм (C. H. Gimingham), Д. Маквин (D. N. McVean), Дж. Кинг (J. King), И. Николсон (I. A. Nicolson), А. Брук (A. J. Brook), Д. Спенс (D. H. N. Spence) и Д. Рэтклиф (D. A. Ratcliffe). Раздел о природных условиях написан Ф. Грином (F. H. W. Green) и Е. Фитцпатриком (E. A. Fitzpatrick).

Книга открывается вводной главой, где кратко излагается история изучения растительности Шотландии, характеризуются принятые составителями принципы классификации и номенклатуры растительных сообществ. Основное содержание работы логически распадается на три части. Первая часть посвящена описанию физико-географических условий — климата, геологии, геоморфологии и почв. Вторая, наибольшая по объему, часть содержит описание растительности по следующим зонам: приморской, лесной, низинной водной и горной (высокогорной). Третья часть посвящена истории и закономерностям распределения растительности. Работа завершается указателями авторов, географических наименований, названий растений, а также общим предметным указателем. Библиография приведена в конце каждой главы. Книга иллюстрирована многочисленными хорошо выполненными и воспроизведенными фотографиями, графиками и схематическими картами.

Следует сразу же отметить, что в основе принятого в книге зонального расчленения растительности Шотландии трудно усмотреть какой-то определенный принцип. Элементы вертикальной поясности растительности не отчленены от элементов ее горизонтальной зональности, их соподчиненность осталась нераскрытой. Приморская и низинная водная зоны, как это, впрочем, отмечает и Дж. Бернет, неравнозначны остальным зонам. По мнению редактора, приморская зона лежит фактически в пределах лесной зоны, но настолько отличается от нее по почвам, климату и составу флоры, что ее удобнее рассматривать отдельно. Водная растительность озер встречается в пределах лесной и горной (высокогорной) зон, но отличие ее от наземной настолько велико, что признано целесообразным и ее охарактеризовать отдельно. Поскольку растительный мир озер, расположенных высоко в горах, изучен очень слабо, в работе приводится описание растительности лишь водоемов пониженной территории страны. В целом приходится признать, что принятые авторами монографии «зоны» выделены в основном для удобства изложения материала, и проблема зонального и поясного расчленения растительного покрова Шотландии остается еще недостаточно разработанной.

Авторы стремились по возможности шире использовать методику описания растительных сообществ, применявшуюся М. Пуром (M. D. E. Poore) в его работах о высокогорьях Шотландии. Этот метод основан на выборе участков по возможности однородных по общему облику, экологии и видовому составу. Участки должны быть отобраны с таким расчетом, чтобы они характеризовали сообщества, наиболее типичные для данного района и наиболее часто в нем встречающиеся. В центре каждого участка закладывается сначала маленькая учетная площадка, для нее составляется перечень встречающихся видов. Затем размер площадки постепенно увеличивается до того момента, когда дальнейшее увеличение площади перестает сопровождаться существенным возрастанием числа зарегистрированных видов. Это и будет площадь выявления или «минимум-ареал» данного сообщества. Описание сообществ в дальнейшем производится на площадках, размер которых соответствует их «минимум-ареалу». Покрытие и обилие характеризуются глазомерно, причем для определения обилия применяется десятибалльная шкала Домина или, когда это сопряжено с трудностями,— пятибалльная шкала Браун-Бланке, к которой десятибалльные индексы могут быть легко приведены. Если сообщество состоит из нескольких ярусов, каждый из них описывается отдельно. В процессе описания собирается разнообразная информация как о сообществе, так и о занятом им местообитании. Когда описательного материала накапливается достаточно, исследователь разрабатывает параллельные классификации растительных сообществ и местообитаний, сопоставляет их друг с другом. Лишь после того, когда такие классификации в общих чертах разработаны, ботаник приступает к более углубленному изучению сообществ и занятых местообитаний, выявлению различных деталей, характеризующих их отношения. Лишь тогда, но не ранее, наступает этап, когда исследователь начинает применять более точные методы оценки сообществ в количественных показателях. Изложенный здесь метод М. Пур характеризует как метод последовательного приближения к познанию состава и структуры растительных сообществ.[1] Применение этого метода знаменует собой известный отход шотландских ботаников от классических приемов изучения растительных сообществ, укоренившихся в британской экологии растений, заимствование ими некоторых положений и методических приемов, разработанных ботаниками стран материковой Европы.

Для ряда менее изученных сообществ (приморская, водная растительность) применение методики Пура оказалось невозможным. Однако и в таких случаях сообщества выделялись более дробно, разграничивались более четко и характеризовались более детально, чем в известной монографии А. Тэнсли (A. Tensley, 1949 г.) о растительности Британских островов. При этом выделялись элементарные единицы растительности, более сравнимые с единицами, принятыми ботаниками, работающими на европейском континенте.

Для каждого растительного сообщества, насколько это возможно по уровню его изученности, в тексте приводятся следующие данные: а) сводный список флористического состава с указанием доминантов и константных видов; б) описание сообщества (рельеф, почва, pH, процент покрытия, средняя высота растений основного яруса), его высотные и эдафические пределы, географическое распространение; в) отношение к другим сообществам в процессе их смен, соотношение с аналогичными или близкими сообществами, выраженными на материке Европы, особенно в Скандинавии.

Ознакомимся несколько подробнее с содержанием основных разделов монографии. В главе о приморской растительности даны описания растительных сообществ, развитых на скалах, в той или иной степени орошаемых брызгами соленой морской воды во время прибоя, растительности галечниковых пляжей, песчаной береговой полосы, затопляемой во время прилива, растительности песчаных дюн, а также прибрежной галофитной растительности (солоноводные марши).

Главы, посвященные лесной зоне, характеризуют сосновые (*Pinus silvestris*), березовые (*Betula pubescens* и *B. pendula*) леса, дубовые леса (*Quercus petraea* и интродуцированный *Q. robur*, который расселился и местами образовал гибриды с *Q. petraea*), небольшие островки ясеневого леса (*Fraxinus excelsior*), смешанные лиственные леса, лески из ольхи *Alnus glutinosa*, рябины *Sorbus aucuparia* и падуба *Ilex aquifolium*, заросли субальпийских кустарников. Здесь же подробно описаны преимущественно вторичные луговые сообщества пастбищ (grasslands), а также пустоши с господством карликовых кустарников *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, *E. tetralix*, *Empetrum nigrum* и др.

Раздел о зоне водной растительности заключает в себе описания фитопланктона и макрофитов пресноводных озер, а также евтрофных, мезотрофных и олиготрофных болот.

В рамках горной (высокогорной) зоны описаны пустоши с господством карликовых кустарников (*Juniperus communis* ssp. *nana*, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Empetrum nigrum* и др.), травянистые пустоши (с господством *Deschamp-*

---

[1] M. E. D. Poore. 1962. The method of successive approximation in descriptive ecology. Adv. Ecol., 1 : 35—68.

sta caespitosa, Nardus stricta, Carex bigelowii, Juncus trifidus, Festuca ovina и др.), луга и заросли папоротников, моховые пустоши, сообщества горных болот.

В заключительной части, посвященной истории и закономерностям распределения растительности, кратко характеризуются изменения, происшедшие в растительном покрове Шотландии в четвертичное время, преимущественно по данным пыльцевого анализа. Здесь же приводится региональная характеристика растительности применительно к следующим подразделениям: центрально-восточный высокогорный район, северный высокогорный район, центрально-западный высокогорный район, южный район и район островов (Гебридские острова, Скай, Ром, Айлей, Джура, Арран и др.).

Рассматриваемая монография представляет собой первое достаточно полное и детальное описание растительности Шотландии. В ней обобщен, приведен в систему и проанализирован большой фактический материал по изучению растительных сообществ. Авторы книги внесли существенный личный вклад в познание растительности этой горной страны, поэтому книга написана с профессиональным знанием дела, значительная часть материалов, составляющих ее содержание, публикуется впервые. Описания лесов, лугов, пастбищ, пустошей, водной растительности и растительности морского побережья содержат характеристику ряда уникальных сообществ, они представляют большую ценность для дальнейшего анализа и сопоставлений.

Для книги характерен ярко выраженный аналитический уклон в познании растительных сообществ — в ущерб широким ботанико-географическим сопоставлениям. К сожалению, не определены достаточно четко позиции авторов в вопросах зональности и поясности растительности, в вопросе о принципах ботанико-географического районирования; поэтому соответствующие разделы работы выглядят бледно. Нельзя не обратить внимание и на некоторую неравномерность изложения, неодинаковую полноту характеристики сообществ, относящихся к разным типам растительности, что отражает разный уровень их изученности. Бросается в глаза терминологическая несогласованность, неодинаковое понимание авторами разных глав книги некоторых классификационных единиц и понятий, относящихся к болотной растительности (swamp, fen, bog, mire).

Вместе с тем книга свидетельствует о некоторой эволюции взглядов ряда британских, особенно шотландских, ботаников в отношении принципиальных положений учения о растительных сообществах. Ясно выражена тенденция к выделению более дробных, элементарных единиц растительности, более близких к естественным, к заимствованию у ботаников европейского материка (скандинавская, франко-швейцарская школы) некоторых более точных методов изучения и описания растительности. В то же время в Шотландии сохраняется и плодотворно развивается традиционное для англо-американской фитоценологической школы направление — изучение сукцессий растительности.

В целом рецензируемая монография заслуживает очень высокой оценки. Эта книга не только подводит итог длительного изучения растительности Шотландии, но и закладывает прочную основу дальнейших исследований. Она дает обширную и разностороннюю информацию о растительных сообществах в их связи друг с другом и с условиями среды, помогает лучше понять специфические черты растительности этой горной страны, ее место в растительном покрове Европы, а также облегчает ознакомление на конкретном материале с некоторыми методическими приемами описания и характеристики растительности, получающими в последнее время распространение на Британских островах.

П. Л. Горчаковский.

Институт биологии
Уральского филиала
Академии наук СССР,
г. Свердловск.

(Получено 10 V 1965).

УДК 546.212 : 631.175 : 58 : 019.941

L'eau et la production végétale. Inst. National de la Recherche Agronomique, Paris, 1964 : 1—355 (Вода и продуктивность растений. Сборник работ).

Новая коллективная монография «Вода и продуктивность растений» включает предисловие, введение и 16 оригинальных статей, подытоживающих некоторые результаты работ ряда научных учреждений (Национальный центр агрономических исследований, Версаль; Центральная биоклиматическая станция в Версале; биоклиматические и агрономические станции Центра агрономических исследований в Дижоне, Монпелье, Тунисе и Алжире; Станция агрономических исследований в Рехавоте в Израиле; Лаборатории экологии и физиологии растений Института национальной агрономии и опытных технических культур Национального агрономического центра в Париже и Версале, почвенная и биоклиматическая лаборатории Национального института и агрономической школы в Алжире).

В опубликованных статьях обсуждается динамический аспект водоснабжения растений и пересматриваются прежние представления о передвижении воды. Монография посвящена главным образом исследованию равновесия и передвижения воды в сложной системе «почва—растение—атмосфера» на основании совместной работы почвоведов, климатологов, ирригаторов, физиологов.

Авторы стремились охарактеризовать состояние воды в различных частях указанной системы — в почве, растении и воздухе, с помощью понятий термодинамики. За основную энергетическую характеристику воды в изотермической системе принимают ее потенциал; относительную парциальную удельную свободную энергию (по Гиббсу).

Суммарный потенциал воды или ее свободная энергия имеет компоненты, связанные с взаимодействием воды и твердой фазы (матричный потенциал), с присутствием в воде растворенных веществ (осмотический потенциал), с положением системы в поле силы тяжести земли относительно уровня отсчета (гравитационный потенциал). Передвижение воды в системе «почва—растение—атмосфера» происходит в направлении убывания суммарного потенциала. Потенциал воды, удерживаемой в почве и растении, отражает энергию ее связи со средой. Так, например, гравитационная вода в почве имеет наибольший запас свободной энергии, пленочная — меньший и связанная (гигроскопическая) — наименьший запас свободной энергии.

Поскольку при рассмотрении статей рецензируемого сборника мы будем сталкиваться с применением различного рода потенциалов, приведем краткие их определения.

Потенциальная эвапотранспирация (ETP) характеризует максимальную скорость испарения, возможную в данной системе при данных внешних условиях и неограниченном запасе свободной воды. Эта величина определяется по величине испарения под прикрытием с поправкой на температуру воздуха и точку росы. Реальная или фактическая эвапотранспирация (ETR) характеризует фактическую скорость транспирации листом растения, целым растением или растительным покровом. Мгновенная эвапотранспирация есть скорость транспирации в данный интервал времени.

Накопление сведений о том, как осуществляется и удовлетворяется потребность в воде, особенно в условиях климата с недостаточным количеством осадков, безусловно весьма необходимо.

Статьи, составляющие рецензируемую монографию, представляют результаты экспериментальных лабораторных исследований, а также исследований в полевой обстановке умеренной и аридной зон, и касаются главным образом двух проблем: 1) почвенная термо- и гидродинамика (диффузия, капиллярность, испарение); 2) водный баланс растений. Приводим краткое содержание статей, сгруппированных нами в двух названных аспектах.

Статьи **М. Аллэра** (M. Hallaire) «Эффективный потенциал влажности почв при режиме высыхания» и **М. Аллэра** и **Ч. Бальди** (M. Hallaire, Ch. Baldy) «Матричный потенциал влаги в пористых материалах и поверхностное натяжение воды» посвящены исследованию передвижения и испарения влаги из различных слоев почвы. Было установлено, что передвижение воды в почве при неравновесных условиях определяется градиентом эффективного, а не матричного потенциала. Величина эффективного потенциала зависит от влагопроводности почвы, скорости эвапотранспирации, плотности корневой системы и величины матричного потенциала. Поэтому возможно передвижение воды от сухой почвы к более влажной, т. е. против градиента влажности.

Введение понятия эффективного потенциала позволило объяснить, почему относительная транспирация зависит, с одной стороны, от влажности почвы, с другой — от скорости эвапотранспирации и от массы почвы, подверженной высыханию. Во второй работе показано, что величина матричного потенциала зависит не только от поверхностного натяжения воды и радиуса ее менисков, но и от толщины водных пленок.

В статье **А. Вернэ** (A. Vernet) «Испарение влаги почвой» — доказывается, что испарение влаги с паровой почвы находится в прямой связи с потенциальной эвапотранспирацией, соответствующей испарению под прикрытием.

А. Феодоровым и **М. Рафи** (A. Feodoroff, M. Rafi) в работе «Испарение влаги оголенной почвой (роль структуры, сложения)» отмечаются три фазы испарения влаги и доказывается, что влияние структуры почвы на этот процесс заметно выражено только в начальной стадии испарения. **Э. Шарлю** (G. Charles) принадлежит статья «Влияние гумифицированного или негумифицированного органического вещества на испарение». Он выяснил, что потеря влаги увеличивается пропорционально количеству внесенных в почву гумифицированных веществ, внесение негумифицированных веществ уменьшает расход влаги.

В работе **К. Бальди** (Ch. Baldy) «Совместные культуры и продуктивность влаги» показано, что при совместном культивировании различных растений благодаря различному уровню, на который проникают их корневые системы в почву, и увеличению листовой поверхности уменьшается мгновенная эвапотранспирация с единицы поверхности. В результате водное питание растений заметно улучшается. Интересно, что этим выводам, полученным путем эксперимента, предшествовало создание гипотезы, основанной на интерпретации имеющихся биоклиматических концепций. Суть ее сводится к тому, что потенциальная эвапотранспирация и количество влаги, получаемые корневой системой растения, определяют его водоснабжение, которое ограничивается величиной мгновенной эвапотранспирации. При этом малейший недостаток влаги вызывает падение уровня реальной эвапотранспирации ниже уровня потенциальной.

В статьях **Г. Гюйо** (G. Guyot) «Ветроломные полосы. Изменение микроклимата и улучшение сельскохозяйственной продукции» и **Л. А. Рейсса** (L. A. Reiss) «Количество ирригационной влаги по данным, полученным при помощи аппарата Пише под прикрытием» затронуты вопросы повышения продуктивности сельскохозяйственных растений путем изменения микроклимата при ирригации или улучшении существующих ветроломных полос, заметно снижающих испарение. Рейсс установил простые корреляции между необходимым количеством поливной воды (ирригация), испарением, обеспеченностью почвы удобрениями и количеством воды перед поливом. Оптимальные количества влаги, необходимые для ирригации в условиях Израиля, могут быть высчитаны путем измерений испарения под прикрытием (с помощью эвапорометра Пише).

Другая группа работ, помещенных в сборнике, касается весьма важной проблемы — взаимосвязи транспирации, реальной и потенциальной эвапотранспирации и продуктивности растений.

Так, в фундаментальной статье **С. Де Парсево** (S. de Parcevaux) «Транспирация растений и продукция сухой массы. Опыт интерпретирования в зависимости от условий среды» рассматривается зависимость транспирации растений и продукции их сухой массы от условий среды. Автор справедливо считает, что наиболее важными, ограничивающими развитие растений факторами (особенно в засушливых условиях) являются водоснабжение почвы и потенциальная эвапотранспирация, зависящие от климата. Он подробно останавливается на действии климатических факторов (излучение, дефицит насыщения, скорость ветра и т. д.) на испарение (потенциальную эвапотранспирацию). Автор затрагивает вопрос о различных состояниях воды в растении и ее динамике (количество влаги в растении, сила всасывания, диффузия, набухаемость протоплазмы) и изучает различные зоны, где проявляется противодействие поступлению воды. Парсево, обсудив различные способы измерения транспирации, считает, что с наибольшим успехом может применяться усовершенствованный метод, ведущий начало от метода «срезанной ветки». Предлагается сравнивать транспирацию, измеренную методом быстрого взвешивания срезанной ветки, с испарением стандартной испаряющей поверхности в таких же условиях. Подчеркивается необходимость изучения связи между фотосинтезом, транспирацией и движениями устьиц как основными элементами, определяющими продуктивность растений. В конечном итоге он делает вывод, что продукция сухой массы растений зависит от климатических факторов, которые подвергаются постоянным колебаниям. Поэтому опыты в природных условиях весьма необходимы; они обеспечивают познание климатических комплексов, благодаря чему окажется возможным экспериментально установить новые законы. Возможно управление фактором влаги (который часто является ограничивающим) при помощи ирригации, ветроломных полос и т. д.; продукцию сухой массы и, следовательно, и урожайность можно увеличить при уменьшении количества потребленной влаги.

Р. Ж. Буше (R. J. Bouchet) в статье «Реальная эвапотранспирация, потенциальная эвапотранспирация и сельскохозяйственная продукция» подробно излагает понятия потенциальной (ETP) и фактической (ETK) эвапотранспирации, их взаимоотношения и действие на продуктивность растений. ETP и ETK могут определяться на разных уровнях — в масштабе листа, растения, растительного покрова или климатической области. В пределах каждого из этих масштабов существуют определенные соотношения между ETP, ETK и продуктивностью растительной массы. Эти данные были получены на основании одновременного изучения газообмена и баланса энергии в масштабе листа. На основании этих данных, при помощи предлагаемого автором уравнения становится возможным определять температуру листа, его реальную транспирацию и продукцию сухой массы.

В практическом отношении для определения и получения урожая той или иной культуры важно установить соотношение между ETP и ETK, так как оно указывает на состояние водного режима растений. В конечном счете это соотношение определяет продуктивность растений. Как правило, в природе наиболее часто обнаруживается неравенство этих величин.

Подчеркивается, что ETP является фактором, ограничивающим продуктивность растений даже тогда, когда «предложение» влаги в общем достаточно в масштабе растительного покрова. В водоснабжении в масштабе листа и растения в целом характерно постоянное отсутствие равновесия; даже в довольно влажных зонах растения ежедневно страдают от неравновесия между «спросом» и «предложением» влаги. Поэтому понижение ETP увеличивает эффективность потребления влаги и приводит к повышению продуктивности растений; величина ETP может значительно варьировать в зависимости от многих причин (топография местности, запасы воды в почве, реальная транспирация растительного покрова и т. д.).

Систематическое понижение потенциальной эвапотранспирации представляет собой задачу сельского хозяйства. Возможны различные пути решения этой задачи: ирригация, создание ветроломных полос, постоянный растительный покров.

Буше разрабатывает схему, с помощью которой возможно сопоставить «спрос» на влагу с ее «предложением». Использование схемы позволяет проанализировать действие многочисленных параметров (почвы, климат, растение) и их взаимодействие при определении ETP и ETK в масштабе листа, растения и ассоциации растений. Автор подчеркивает, что способ потребления влаги так же важен, как и ее количество, необходимое для выработки сухой массы. Нужно добиваться снижения ETP с помощью введения в сельское хозяйство технических приемов, позволяющих достичь нового, потенциально возможного уровня сельскохозяйственной продукции.

Значение потенциальной эвапотранспирации в продуктивности растений продемонстрировано в опытах **Р. Ж. Буше** и **С. де Парсево** (R. J. Bouchet, S. de Parsevaux). Их данные описаны в статье «Увеличение урожайности при помощи уменьшения потенциальной эвапотранспирации». Уменьшение потенциальной эвапотранспирации при помощи ветроломных полос приводит к заметному повышению урожайности культур.

М. Годар (M. Godard) в работе «Транспирация и созревание пшеницы в условиях средиземноморского Лангедока» рассматривает зависимость транспирации от условий общей эвапотранспирации и испаряемости; между количеством влаги, израсходованным на транспирацию, и величинами испаряемости существует корреляция. Испарение под прикрытием, определенное при помощи эвапорометра Пише, послужило для характеристики ETP. Эта величина, с поправкой, определенной по методу Р. Буше, приводит к величине испаряемости (Ec). В случаях повышения испаряемости (Ec > 20 мм) возрастание транспирации протекает медленее, чем испарения.

Аналогичные исследования проведены в Африке (статья **М. Жирара** и **К. Бальди** — M. Girard, Ch. Baldy — «Урожайность и потенциальная эвапотранспирация в оазисе нижней Сахары» и статья **А. Жеманье**, **К. Риу**, **О. Де Вией** и **С. Эль Амами** — J. Jemagnez, Ch. Riou, O. de Viliéle, S. El Amami — «Проблема потенциальной эвапотранспирации в Тунисе»). Эти работы показали, что уменьшение потенциальной эвапотранспирации при помощи растительных сообществ (сады среди рощ пальм), оказывающих сильный ветроломный эффект, благоприятно действует на повышение продуктивности растений. Применение радиоактивных веществ для измерения потенциальной эвапотранспирации показало наличие определенного соотношения между нею и общим количеством поглощенной солнечной энергии.

В статье **С. Мэрио** (C. Meriaux) «Опыт интерпретации измерения давления или всасывающей способности листьев» речь идет о приборе, измеряющем всасывающую способность листьев; с его помощью можно определять соотношение между силой всасывания, с одной стороны, и потенциалом влажности и эвапотранспирацией, с другой.

Ознакомление с содержанием статей данной монографии позволяет сделать некоторые выводы. Отличительной особенностью сборника является синтез конкретных материалов, в том числе и полученных в результате новых исследований, установленных теоретических положений и рабочих гипотез. Критическое изучение многолетних экспериментальных данных, исследование почвенной влажности в динамическом аспекте, сравнение и изучение потенциальной и фактической эвапотранспирации привело к созданию новой концепции водного питания растений. Суть ее сводится к тому, что продуктивность растений зависит не только от водных резервов почвы или от водного потенциала в зоне корней. Определяющим фактором является всегда варьирующее неравновесие между снабжением водой и ее потреблением. Конкретные данные, приведенные в ряде статей, показывают, что растения почти всегда страдают от недостатка влаги, даже при наиболее благоприятных условиях почвенной влажности. Установлено, что снабжение водой не вполне соответствует потребности культур в воде. Регулирование потребления воды возможно главным образом путем регулирования потенциальной эвапотранспирации (т. е. «потребности» в воде); снабжение водой зависит как от запаса воды в системе почва—растение, так и от силы противодействующей (force resisting) движению воды из почвы к листьям.

В связи с этим одна из важнейших частей монографии посвящается рассмотрению потенциальной эвапотранспирации, которая имеет фундаментальное значение как движущая сила в динамике водоснабжения растений. Ее определение и интерпретация зависят от избранной шкалы, т. е. от того, определяется ли она в масштабе листьев, растений, ассоциаций или какой-либо иной территории. Делается вывод и в более широком плане: потребность культур в воде является прямой функцией климата и обусловлена главным образом эвапотранспирацией. Приток воды, необходимый для осуществления жизнедеятельности растений, в значительной мере соответствует потенциальным запасам воды в корнеобитаемом слое почвы, зависящим в общем от почвенно-климатических условий. Потребление растениями воды зависит не только от количества доступной воды в почве, но и от силы сопротивления, противодействующей движению воды на пути от почвы к листьям.

Таким образом, основные положения, содержащиеся в рецензируемом сборнике, привели к созданию новой теории связи динамики воды в системе почва-растение с продуктивностью растений. Используя термодинамический подход при изучении процессов передвижения воды в этих разных, но тесно связанных между собою средах, оказалось возможным более точно выразить соотношение сил, способствующих и противодействующих движению воды в них, в единой системе измерений (эргах, атмосферах, калориях и т. п.).

При решении основной проблемы, поставленной в рассматриваемой книге, — зависимости урожая растений от водоснабжения, — ставится вопрос и об оптимальных условиях водоснабжения культур и, как следствие этого, — о повышении продуктивности растений. При этом главная задача заключается в уменьшении возможного несоответствия между потребностью растений в воде и ее запасами в почве, а также в уменьшении их потребности в воде или в увеличении ее запасов в грунте. Последнее может быть достигнуто ирригацией больших пространств, что приводит к изменению величины потенциальной эвапотранспирации. Хотя приток воды, увеличенный с помощью ирригации, приводит к увеличению силы, противодействующей движению воды, однако этого можно отчасти избежать, используя смешанные культуры. Они, по сравнению с чистыми культурами, способствуют более полному поглощению поч-

венной и атмосферной влаги. Применение ветроломных полос также может дать некоторые положительные результаты, причем эффективность естественных или искусственных ветроломных полос определяется их конструкцией, влиянием климата и характером культуры.

Таким образом, рассматриваемый труд подводит итог очень обоснованным фундаментальным исследованиям, касающимся роли воды в продуктивности растений. Эти исследования открывают перспективу более рационального управления микроклиматом на площадях, занятых отдельными культурами, а также способствуют улучшению агротехники, что весьма важно для экономически целесообразного использования сельскохозяйственных угодий.

Особенно следует отметить высокий научный уровень исследований, применение новых интересных и теоретически обоснованных методов и способов обработки материала. Как видно из приведенного обзора, книга «Вода и продуктивность растений» представляет весьма существенный вклад в познание закономерностей движения воды в системе почва—растение и связанных с ними факторов продуктивности растений.

В. М. Свешникова.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 V 1965).

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 006.22 : 58 (47)

А. А. Юнатов

К ПРЕДЫСТОРИИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

(О деятельности Ботанико-географической подкомиссии Почвенной комиссии Вольного экономического общества и Геоботанической комиссии Докучаевского почвенного комитета)

Полвека тому назад, в декабре 1915 г., по инициативе ряда видных ботаников и ботанических коллективов было учреждено Русское ботаническое общество. Этим актом завершился довольно длительный поиск путей добровольного объединения русских ботаников в общественной организации, имевшей своей целью всемерно способствовать развитию и процветанию отечественной ботаники.

Известные попытки регионального, или даже общего объединения ботанических сил предпринимались и ранее как в кругах университетских деятелей, так и среди ученых, работавших в системе Академии наук. Они выражались в создании активно работавших групп ботаников таких естественноисторических корпораций, как Московское общество испытателей природы, Московское общество любителей естествознания, антропологии и географии, Общества естествоиспытателей при Санкт-Петербургском, Киевском, Казанском, Харьковском и других университетах, в участии ботаников в периодически созываемых съездах русских естествоиспытателей и врачей и т. п.

Особо важную роль в консолидации сил ботаников могли, конечно, сыграть специально создаваемые периодические издания по ботанике. Всем памятна в связи с этим выдающаяся деятельность Н. И. Кузнецова по изданию в течение 15 лет (с 1900 по 1914 г. включительно) «Трудов Юрьевского ботанического сада», регулярно выходивших четырьмя книжками в год, и сменившего их «Вестника Русской флоры» (1915—1917 гг.). Пока еще недостаточно проанализировано и оценено значение этих журналов для выявления и объединения ботаников России. Б. А. Федченко, будучи главным ботаником Петербургского ботанического сада, в течение нескольких лет пытался наладить издание «Русского ботанического журнала» (1908—1915 гг.), преследовавшего те же цели.

Однако в данной статье мы намереваемся более подробно остановиться на деятельности двух ботанических организаций, хронологически предшествовавших Русскому ботаническому обществу и сыгравших определенную роль в консолидации ботанических сил в период с 1908 г. вплоть до создания Русского ботанического общества. Речь идет о Ботанико-географической подкомиссии Почвенной комиссии Вольного экономического общества и Геоботанической комиссии Докучаевского почвенного комитета.

Возникновение этих ботанических объединений и по времени и по их тесной связи с почвоведением не является случайным. Именно с первыми десятилетиями нашего века связано широкое развитие работ по обследованию колонизационных фондов в Азиатской России для целей переселения, а также организация многими губернскими земствами изучения природных условий, почв и растительности для нужд сельского хозяйства.[1] Таким образом, создание указанных комиссий несомненно связывалось с практическими запросами жизни. С другой стороны, развитие ботанических исследований в России, особенно в плане изучения закономерностей природной флоры и растительности было в своих истоках тесно связано с генетическим почвоведением, возникшим самобытно на русской почве и получившим в начале нашего века подлинно мировое признание.

Ботанико-географическая подкомиссия возникла в недрах Почвенной комиссии Вольного экономического общества. Эта комиссия, созданная еще в конце 80-х годов

[1] Изучение почв и растительности по инициативе губернских земств в ряде губерний (Нижегородская, Полтавская губернии) начало проводиться еще в конце XIX в. Исследованиями в названных губерниях руководил В. В. Докучаев.

прошлого столетия, была тем центром, вокруг которого объединялись все работавшие на поприще почвоведения и смежных с ним наук. Основателем и идейным вдохновителем Почвенной комиссии был В. В. Докучаев. Под его председательством, правда, недолгим из-за его скорой кончины, проходили первые заседания комиссии. В числе учредителей были А. Н. Бекетов, Г. И. Танфильев, Ф. Ю. Левинсон-Лессинг, активное участие в деятельности комиссии принимали П. В. Отоцкий, Г. Ф. Морозов и Г. Н. Высоцкий. Главными задачами Почвенной комиссии являлись: научная разработка вопросов почвоведения и приложение почвенных исследований к оценке земель и к лесоразведению. Естественно, что все эти цели были также весьма близки ботанико-географам и тесное их сотрудничество с почвоведами оказалось взаимно полезным и необходимым.

Периодический орган комиссии журнал «Почвоведение», с момента его основания в 1899 г., уделял большое внимание вопросу связи растительности и почв, систематически публиковал оригинальные статьи, обзоры и библиографию по ботанико-географическим проблемам.

По мере развития деятельности Почвенной комиссии все более отчетливо выявилась необходимость особой углубленной разработки ботанико-географических вопросов. Именно поэтому и выкристаллизовалась мысль о создании особой Ботанико-географической подкомиссии в составе Почвенной комиссии Вольного экономического общества. На состоявшемся 27 марта 1908 г. 91-м заседании Почвенной комиссии после доклада ныне здравствующего почетного президента Всесоюзного ботанического общества В. Н. Сукачева на тему: «К вопросу о методике ботанико-географических исследований» и последовавшего обмена мнений было внесено предложение от имени нескольких членов Почвенной комиссии избрать постоянную «особую Ботанико-географическую подкомиссию для разработки научных вопросов этой молодой отрасли знания, имеющей столь близкую связь с почвоведением».[1] Это предложение было встречено весьма сочувственно и постановлено создать такую подкомиссию с избранием в нее первоначально следующих лиц: И. П. Бородина, Н. А. Буша, Г. Н. Высоцкого, К. Д. Глинки, В. А. Дубянского, А. А. Еленкина, Г. Ф. Морозова, Н. И. Прохорова, Б. А. Федченко, А. Ф. Флерова и В. Г. Эльцберга. Собрание просило Г. Ф. Морозова созвать подкомиссию для избрания должностных лиц и новых членов.

Первое заседание Ботанико-географической подкомиссии состоялось уже после летнего перерыва осенью 1908 г. (29 октября по старому стилю).[2] Собрание открыл Г. Ф. Морозов вступительной речью о целях и задачах новой организации и предложил избрать председателя и секретаря подкомиссии. Было постановлено избрать должностных лиц сроком на три года. Затем закрытой баллотировкой председателем был избран И. П. Бородин, а секретарем В. Н. Сукачев. Подкомиссия постановила устраивать очередные заседания ежемесячно и сверх того, в случае надобности, внеочередные. Было также решено, что членами Ботанико-географической подкомиссии могут быть и лица, не состоящие членами Вольного экономического общества и Почвенной комиссии.

Сформулированные собранием первоочередные задачи деятельности подкомиссии заключались в следующем: а) установить, что могут дать ботанико-географические исследования для удовлетворения практических вопросов, особо имея в виду пожелания Переселенческого управления и земств, и б) разработать детальную методику ботанико-географических исследований.

На последующих двух заседаниях (10 ноября и 8 декабря 1908 г.) был утвержден список дополнительно избранных членов подкомиссии. В числе их были избраны А. Я. Гордягин, Б. А. Келлер, Г. И. Танфильев, В. И. Талиев, И. К. Пачоский, А. Н. Петунников, В. Н. Хитрово и другие видные ботаники. Был заслушан и очень живо обсужден доклад В. Н. Сукачева «О методике ботанико-географических исследований при оценочных работах Псковского губернского земства». В прениях выступили И. П. Бородин, В. Л. Комаров, П. С. Коссович, Г. Ф. Морозов, П. В. Отоцкий, А. Ф. Флеров, Г. Н. Высоцкий, Б. А. Келлер, Р. Э. Регель и др. При этом Н. И. Кузнецовым было высказано пожелание о выделении внутри комиссии группы специалистов для детальной разработки методики ботанико-географических исследований.

На следующем заседании, состоявшемся уже в 1909 г. (5 января), председатель Подкомиссии И. П. Бородин высказал мысли о необходимости выработки однообразных методов исследования, об объединении деятельности русских ботанико-географов и систематиков, а в связи с этим о желательности созыва съезда русских ботаников-географов. Предложение председателя было поддержано Высоцким, Бушем, Гордягиным, Комаровым, Морозовым, Регелем и Сукачевым и избрана комиссия в составе Морозова, Комарова и Сукачева для выработки программы съезда и подготовки материалов. Наиболее подходящим временем был определен декабрь того же 1909 г., чтобы по возможности совместить созыв ботанико-географов с XII съездом русских естествоиспытателей и врачей в Москве.

Представляется важным несколько подробнее остановиться на программе проектировавшегося съезда, вскоре разработанной и опубликованной подкомиссией.[3] Эта программа особо интересна с точки зрения выявившегося широкого подхода к проблемам ботанической географии. В ней предусматривалось обсуждение следующих вопросов: 1) основные единицы ботанико-географического и систематического (флористического) исследования, 2) методика полевых исследований, 3) деление России на ботанико-географические области, 4) методы вспомогательных лабораторных исследований в целях ботанической географии, 5) степень исследованности и организации планомерного изучения растительности России, 5) картография растительности (приемы съемки и выработка однообразных условных обозначений и знаков для карт), 6) сохранение растительности, представляющей большой интерес в ботанико-географическом отношении, 8) современное состояние ботанической географии России (по группам формаций, по областям, история развития растительности), 9) запросы, предъявляемые ботанической географии практической жизнью, сельским и лесным хозяйством, и способы их решения, 10) ботаническая география как предмет преподавания, 11) сообщения на темы, выбранные докладчиками, 12) объединение русских ботаников и систематиков.

Как видно, составители программы наметили весь круг научных и научно-организационных вопросов, охватываемых ботанической географией и требовавших в те времена обсуждения и решения.

Признавая особую важность выработки однообразных методов, подкомиссия уделила особое внимание составлению первого варианта программы для ботанико-географических исследований, с тем чтобы обсудить ее на предстоящем съезде. Эта программа, составленная Н. А. Бушем, Б. А. Келлером, В. М. Савичем, В. Н. Сукачевым и Р. Р. Поле, была опубликована в качестве приложения во втором выпуске журнала «Почвоведение» за 1909 г.[1]

Отдельные оттиски ее были разосланы ботанико-географам перед летним периодом с просьбой сообщить к осени все замечания к этим «предварительным» программам. Был после лета получен ряд замечаний и дополнений к ним, использованных при издании этих программ в окончательном виде.

Поскольку выяснилось, что наиболее удобно собрать ботаников в Москве, во время XII съезда русских естествоиспытателей и врачей, Ботанико-географическая подкомиссия обратилась с просьбой к известному московскому ботанику М. И. Голенкину войти в контакт с организационным комитетом XII съезда и образовать особую секцию при съезде. Подкомиссия приготовила и предварительно обсудила ряд докладов, намечавшихся к прочтению на московском съезде.

На 5-м заседании Ботанико-географической подкомиссии, состоявшемся 15 января 1909 г. в связи с докладом С. С. Ганешина, был возбужден вопрос о желательности принятия мер для сохранения и отдачи в заказ участков растительности, интересных в ботанико-географическом отношении. В связи с этим было решено внести и этот вопрос в программу съезда. На происходившем с 28 декабря 1909 г. по 5 января 1910 г. в Москве XII съезде естествоиспытателей и врачей в секции ботаники и на совместных заседаниях ее с секцией почвоведения и агрономии была заслушана большая серия ботанико-географических докладов, поставленных подкомиссией. Из них особенно важным было сообщение И. П. Бородина «О сохранении участков растительности, интересных в ботанико-географическом отношении». В прениях по докладу М. И. Голенкин указал, что в среде московских ботаников также давно обсуждается мысль о создании заказников и что в 1905 г. Московское общество испытателей природы вынесло соответствующее решение. Г. Ф. Морозов подчеркнул, что выделение под охрану заказников коренной растительности должно осуществляться планомерно, в каждой ботанико-географической области. В. И. Талиев призывал связать это дело с воспитанием среди населения активной любви к природе, что требует значительного улучшения преподавания, широкой пропаганды и привлечения сил общественности.

По докладу Бородина секция ботаники XII съезда приняла решение о необходимости создания специальной организации по охране природы и заповедникам при непременном участии Академии наук и наметила ряд конкретных мероприятий в связи с этим.

Среди других ботанико-географических сообщений на XII съезде следует назвать доклады В. Н. Сукачева «О растительной формации», Г. Ф. Морозова «О взаимной связи между ботанической географией и лесоводством», Б. А. Келлера «О влиянии солей на распределение растений», А. Н. Криштофовича «Лес и степи Иркутской области», В. С. Доктуровского «Растительность восточной части Амурской области» и многие другие.

На одном из специальных заседаний секции ботаники под председательством Голенкина и Бородина подробно были рассмотрены и одобрены предварительные программы ботанико-географических исследований, подготовленные Ботанико-географической подкомиссией. Собрание признало издание программ настоятельно необходимым. В. Н. Сукачев сообщил, что в подкомиссии возбужден вопрос о создании постоянной рабочей группы, на обязанности которой будет лежать сбор и подготовка материалов ко второму изданию представленных программ, а также разработка специальной программы для стационарных ботанико-географических исследований.

Хотя на XII съезде естествоиспытателей и врачей в Москве и был проявлен большой интерес к разработке ботанико-географических проблем, однако, по ряду причин, организационных выводов в отношении более тесного объединения ботаников не последовало. Поэтому Ботанико-географическая подкомиссия Почвенной комиссии

[1] Журнал «Почвоведение», 1908, 4, стр. 387—388.
[2] Журнал «Почвоведение», 1909, 2, стр. 172.
[3] Журнал «Почвоведение», 1909, 3, стр. 245—247.

[1] Журнал «Почвоведение», 1909, 2, приложение, стр. 1—76.

при Вольном экономическом обществе и в последующие годы продолжала развивать активную деятельность, фактически превратившись в самую обширную и авторитетную коллегию ботаников-географов.

По установившейся традиции освещение работы подкомиссии производилось в хроникальном отделе журнала «Почвоведение». Правда, только первые годы (1908—1910 гг.) отчеты о заседаниях подкомиссии печатались здесь регулярно, отрывочные же сведения можно почерпнуть из «Трудов Юрьевского ботанического сада», «Вестника Русской флоры» и «Русского ботанического журнала». Теперь мы имеем возможность извлечь самую полную информацию из сохранившихся в Архиве Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР [1] протоколов заседаний Ботанико-географической подкомиссии. Эти протоколы исключительно четко и подробно велись лично постоянным секретарем подкомиссии В. Н. Сукачевым; всего заседаний было 48 и охватывают они 6-летний период от 29 октября 1908 г. по 17 марта 1914 г.

В соответствии с первоначально принятым положением, заседания Ботанико-географической подкомиссии созывались довольно часто (1 раз в месяц, за исключением летнего перерыва с мая по сентябрь). В заседаниях подкомиссии выступали с докладами многие видные ботаники. Заседания нередко бывали весьма многолюдными и происходили в присутствии гостей и учащейся молодежи.[2]

Как можно установить из протоколов, деятельностью Ботанико-географической подкомиссии весьма интересовались и представители смежных дисциплин. Часто посещали ее собрания и принимали участие в обсуждении докладов почвоведы К. Д. Глинка, Л. И. Прасолов, С. С. Неуструев, географы Л. С. Берг, А. И. Воейков и др. Некоторые заседания устраивались совместно с Почвенной комиссией Вольного экономического общества.

Активную роль в работе подкомиссии за весь период ее деятельности играл акад. И. П. Бородин. Будучи физиологом по специальности, он тем не менее прекрасно понимал значение и перспективность складывавшейся в то время новой отрасли науки—ботанической географии (геоботаники), и всемерно содействовал ее развитию. Он председательствовал на всех заседаниях и выступал с докладами об охране природы и создании заповедных участков растительности.

Особо надо отметить исключительный труд, вложенный В. Н. Сукачевым в организацию работы подкомиссии. Кроме того, он сам сделал на заседаниях комиссии ряд интересных научных сообщений о результатах исследований в Псковской губернии, об экспедиции в северное Забайкалье и южную часть Якутии, об изучении взаимосвязи почв и растительности в Нерчинских степях, о пограничном горизонте торфяников в связи с колебаниями климата в послеледниковое время и др.

Г. Н. Высоцкий выступал в подкомиссии с докладами о фитотопологической карте и ее практическом значении. Эта работа стала впоследствии основополагающей в развитии отечественной ботанической картографии. Далее он же делал доклады о дубравных районах России, о растительности степных байрачных лесов, о причинах усыхания лесных насаждений на черноземах. В начале 1910 г. Г. Ф. Морозов организовал заседание Ботанико-географической подкомиссии совместно с Лесным обществом в Лесном институте, где выступил с докладом «Типологический очерк Воронежских дубрав» и провел экскурсию по созданному им лесоведческому музею. Кроме того, впоследствии он сделал доклады о смене сосны дубом и о растительных формациях в ботанических садах.

Н. И. Кузнецов выступил на заседании подкомиссии с докладом о растительности нагорного Дагестана, Л. Г. Раменский — о боровых болотах Воронежской и Тамбовской губерний, об опыте стационарных наблюдений на усыхающих торфяниках, он же доложил подкомиссии свои первые результаты методических работ по количественному учету растительности и предварительные итоги изучения лугов и болот Воронежской губернии.

Кроме перечисленных лиц, с научными докладами в разное время выступали Р. И. Аболин, С. С. Ганешин. Б. Н. Городков, В С. Доктуровский, В. П. Дробов, В. А. Дубянский, Б. А. Келлер, М. Ф. Короткий, И. В. Новопокровский, Г. И. Поплавская, Т. И. Попов и др.

---

[1] Архив Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа), фонд 889, опись 1а, листы 1—100.

[2] Всего по состоянию на первое января 1910 г. в подкомиссии числилось 42 члена, а именно: И. Л. Бедельян, И. П. Бородин, Е. А. Буш, Н. А. Буш, Г. Н. Высоцкий, М. И. Голенкин, А. Я. Гордягин, В. С. Доктуровский, В. А. Дубянский, С. А. Захаров, Б. А. Келлер, Б. Н. Клопотов, В. Л. Комаров, А. Н. Краснов, А. А. Крюденер, О. И. Кузенева, П. Н. Крылов, Д. И. Литвинов, А. И. Мальцев, Я. С. Медведев, Г. Ф. Морозов, П. В. Отоцкий, И. К. Пачоский, А. Н. Петунников, Р. Р. Поле, Н. И. Прохоров, Л. Г. Раменский, В. В. Сапожников, В. М. Савич, Н. Л. Скалозуб, В. Н. Сукачев, В. И. Талиев, Г. И. Танфильев, В. А. Траншель, Б. А. Федченко, А. Ф. Флеров, В. А. Фляксбергер, А. А. Хитрово, Г. И. Ширяев, А. А. Юницкий, Д. Е. Янишевский.

В 1910 г. были избраны В. В. Гуман, Г. Г. Эттинген, П. И. Мищенко; в 1911 — С. С. Ганешин, З. А. Минквиц, О. Э. Кнорринг; в 1912 — А. П. Ильинский, В. Н. Смирнов; в 1913 — А. М. Дмитриев, Н. И. Кузнецов, А. П. Шенников, В. В. Розен; в 1914 — В. С. Ильин, Р. И. Аболин, М. Ф. Короткий, В. П. Дробов, И. В. Новопокровский (Архив Академии наук СССР, фонд 889, опись 1а, 1915, лист дела 1; список составлен В. Н. Сукачевым).

Как указывалось выше, с первых же шагов своей деятельности Ботанико-географическая подкомиссия уделила много внимания разработке и обсуждению програм ботанико-географических исследований. Были созданы рабочие группы по составлению отдельных разделов программ применительно к отдельным типам растительности. Эти программы неоднократно докладывались и обсуждались на заседаниях подкомиссии. В результате были созданы и опубликованы два выпуска программ,[1] положивших по существу начало нашей методической литературе по исследованию растительного покрова.

Реализуя свои первоначальные решения об оказании помощи Переселенческому управлению и губернским земствам в организации методически правильных и эффективных работ по изучению природной растительности, Ботанико-географическая подкомиссия неоднократно заслушивала и критически оценивала программы проводившихся в то время почвенно-ботанических экспедиций Переселенческого управления в Азиатской России, а также обсуждала планы и программы ботанико-географических исследований в Воронежской и Харьковской губерниях и в области Войска Донского, организуемых на средства соответствующих земств или других местных учреждений.

Поскольку Ботанико-географическая подкомиссия являлась наиболее авторитетной коллегией специалистов, естественно, что к ней обращались с предложениями рекомендовать лиц, которым можно было бы поручить ботанико-географические исследования. Так, в конце 1909 г., Воронежское губерское земство предложило подкомиссии взять на себя руководство проектируемыми ботаническими работами. Отнесясь к этому предложению вполне положительно, подкомиссия поручила Н. А. Бушу, Г. Н. Высоцкому, Г. Ф. Морозову, В. А. Дубянскому и В. Н. Сукачеву подготовить программу и план изучения растительности Воронежской губернии. Затем закрытым голосованием эти работы были поручены В. А. Дубянскому. Впоследствии подкомиссия также рекомендовала после тщательного обсуждения и закрытой баллотировки кандидатуры В. И. Талиева для ботанико-географических исследований в Харьковской губернии, Б. А. Келлера для области Войска Донского, Д. Е. Янишевского и В. С. Богдана для Самарской губернии, И. К. Пачоского для Херсонской губернии.

В 1910 г. Переселенческое управление в связи с изучением земельных фондов, прилегающих к Амурской железной дороге, обратилось с просьбой рекомендовать лицо, которое взялось бы за руководство ботаническими исследованиями в Амурской области. Первоначально намеченные подкомиссией В. Л. Комаров и Н. И. Кузнецов, имея в виду определенную геоботаническую целеустремленность этих работ, а также занятость их другими исследованиями, отказались от участия в ней. Тогда опять-таки закрытым голосованием организатором Амурской ботанической экспедиции был избран В. Н. Сукачев. Владимир Николаевич счел необходимым в связи с этим выступить на заседании подкомиссии с особым заявлением, в котором весьма определенно выразил свое отношение к исследованиям такого рода «. . . принимая во внимание, что ботанические и почвенные исследования Амурской экспедиции имеют основной целью выяснение пригодности для колонизации известных районов, понятно, что ботанические работы в конце концов должны преследовать практическую цель. Отказываться от этой последней и иметь в виду только научные интересы ботаник не имеет права; я сказал бы больше — основное направление работ, программа и объем их должны определяться этой целью».[2] Как известно, Сукачев весьма успешно организовал и провел ботанические исследования Амурской экспедиции, которая дала ценные материалы как для науки, так и для решения практических вопросов, связанных с освоением новых земель Дальнего Востока.

В ходе работ Ботанико-географической подкомиссии выдвигались на обсуждение и разрабатывались актуальные вопросы, связанные с развитием науки. В первую очередь это касалось методических задач, формулировки основных понятий и терминов ботанической географии. Помимо уже упомянутых методических докладов В. Н. Сукачева и Л. Г. Раменского, в подкомиссии были заслушаны сообщения М. Ф. Короткого «К методике социоэкологического исследования сорной растительности», А. А. Юницкого «О значении рукописных исторических документов для ботанико-географических исследований», В. Н. Хитрово «Значение фенологии для ботанической географии», А. П. Ильинского «К методике изучения растительности на лугах».

В. Н. Сукачев в конце 1910 г., имея в виду предстоящий в 1915 г. международный ботанический конгресс, предложил образовать рабочую комиссию по вопросам ботанико-географической номенклатуры. Такая комиссия была создана в составе Б. А. Федченко, В. Л. Комарова, Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева, Н. А. Буша, В. А. Дубянского. Предварительные результаты ее работы были доложены Б. А. Федченко в подкомиссии осенью 1912 г. Впоследствии Сукачев, продолжая разрабатывать эти вопросы, выступил с докладом «О терминологии в учении о растительных сообществах», опубликованном уже в 1917 г. в «Журнале Русского ботанического общества».[3]

---

[1] Программы для ботанико-географических исследований, изданные Ботанико-географической подкомиссией при Почвенной комиссии Вольного экономического общества, вып. 1, 1909, вып. 2, 1910 г., СПб.

[2] Протокол 20-го заседания Ботанико-географической подкомиссии от 5 апреля 1910 г. Архив БИНа, фонд 889, опись 1а.

[3] Журнал Русского ботанического общества, 2, 1917 г., приложение, стр. 1—19.

Возникла и обсуждалась мысль о желательности учреждения Центрального архива ботанико-географических карт и рукописей, о концентрации в подкомиссии всех печатных и рукописных материалов по обследованию лугов и болот России (в связи с просьбой специального совещания при Департаменте земледелия по обследованию лугов и болот).

В эти годы проведено в Ботаническом музее Академии наук под председательством И. П. Бородина заседание актива подкомиссии, на котором обсуждался вопрос о желательности создания специального геоботанического научно-исследовательского института. Но эта мысль в то время не нашла своего осуществления.

В начале 1914 г. в подкомиссии вновь обсуждался вопрос о созыве ботанико-географического съезда в конце года в Москве. В связи с этим была создана рабочая группа в составе И. П. Бородина, Н. А. Буша, В. А. Дубянского, В. Л. Комарова, П. И Мищенко и В. Н. Сукачева, которой было поручено разработать программу предстоящего съезда. Однако созыв съезда был отложен в связи с началом первой мировой войны.

Ранее уже говорилось, что последнее заседание, 48-е по счету, Ботанико-географической подкомиссии состоялось 17 марта 1914 г. После летнего перерыва ее деятельность уже не возобновилась. Связано это было со следующими обстоятельствами. Известно, что уже в предшествовавшие годы деятельность Почвенной комиссии, да и самого Вольного экономического общества, при котором она находилась, испытывала значительные затруднения из-за препятствий, чинимых бюрократическим аппаратом царского правительства, в организации ряда мероприятий, проводимых обществом на добровольных началах. Именно поэтому почвоведы, группировавшиеся вокруг Почвенной комиссии Вольного экономического общества еще в 1913 г., пришли к необходимости создать самостоятельную организацию, обладающую всеми юридическими правами в ведении почвенных изысканий на территории России. Такая организация и была создана в виде так называемого Докучаевского почвенного комитета. Хотя при организации последнего было оговорено, что он действует в тесном контакте с Почвенной комиссией Вольного экономического общества, однако параллелизм в их работе был очевидным. Почвенная комиссия вскоре перестала собираться и прекратила, как и Вольное экономическое общество, свое существование.

В такой обстановке дальнейшее функционирование Ботанико-географической подкомиссии оказалось весьма затруднительным. При создании Докучаевского почвенного комитета в его уставе была предусмотрена возможность образования постоянной Геоботанической комиссии, что и было реализовано только в начале 1915 г. 20 февраля 1915 г. по инициативе членов Докучаевского почвенного комитета И. П. Бородина, Н. А. Буша, Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева, Б. А. Федченко было созвано 1-е учредительное собрание Геоботанической комиссии. Были обсуждены и выработаны правила работы комиссии, вскоре после этого утвержденные Докучаевским комитетом. На 2-м заседании Геоботанической комиссии 16 марта 1915 г. были избраны — в качестве председателя И. П. Бородин, товарищем председателя Б. А. Федченко и секретарем В. Н. Сукачев. Геоботаническая комиссия была преемницей Ботанико-географической подкомиссии и по составу членов и по общей направленности работ. Единственная обстоятельная информация о деятельности Геоботанической комиссии за 1915 г. была напечатана в «Известиях Докучаевского почвенного комитета» за 1916 г. (№ 1, стр. 37—39). Некоторые дополнения к ней можно извлечь и из сохранившихся в Архиве Академии наук СССР [1] протоколов, как и прежде весьма тщательно ведшихся Сукачевым. Из этих материалов видно, что Геоботаническая комиссия провела всего 9 заседаний, причем последнее из них состоялось 2 декабря 1916 г. В заседаниях комиссии были заслушаны доклады Б. Н. Городкова «Попытка деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области» и «К биологии сибирского кедра», Б. А. Федченко «О географическом распространении семейства *Pedaliaceae*», сообщения А. И. Бессонова, В. С. Титова и М. И. Пташицкого о почвенно-ботанических исследованиях в Семиречье, Л. Г. Раменского «О синэкологическом анализе и применении к нему ежегодного проективного учета травостоя» и «О лугах Воронежской губернии» (экологический очерк), И. В. Новопокровского «О растительности Ставропольской губернии», К. К. Косинского «О растительности дельты Волги».

Особый интерес представлял доклад В. Н. Сукачева «К вопросу об образовании болот», посвященный основательной критике взглядов В. Р. Вильямса. Сукачев подробно остановился на бездоказательности трактовки Вильямсом дернового процесса и несоответствии ее имеющимся фактическим данным. Следует отметить, что выступавшие в прениях К. Д. Глинка и С. С. Ганешин, основываясь на анализе почвенных материалов, полностью присоединились к аргументации докладчика; кроме того, Ганешин отметил нежелательность начавшегося проведения некоторых практических мероприятий в сельском хозяйстве Средней Азии, основанных на теоретических взглядах Вильямса.

На заседаниях Геоботанической комиссии Федченко и Сукачев несколько раз выступали с критическими обзорами новой литературы, а Талиев посвятил свою речь памяти безвременно умершего А. Н. Краснова.

Почти параллельно с организацией Геоботанической комиссии, с весны 1915 г. все более реально вырисовывалась возможность значительно более широкого объединения ботаников путем создания единого Русского ботанического общества и центрального журнала при нем. Бессменный председатель Ботанико-географической подкомиссии и Геоботанической комиссии акад. Иван Парфеньевич Бородин, много лет стремившийся к этой цели, предпринял ряд шагов в этом направлении. При его поддержке было опубликовано в апреле 1915 г. известное обращение представителей Киевского общества естествоиспытателей об организации Русского ботанического общества, а сам И. П. добился через Академию наук разрешения собрать учредительный съезд представителей русских ботанических учреждений в декабре 1915 г. На 4-м заседании Геоботанической комиссии 10 декабря 1915 г. состоялось избрание В. Н. Сукачева представителем комиссии на этот съезд, а на 5-м заседании 6 февраля 1916 г. Бородин информировал собравшихся о создании Русского ботанического общества.

Таким образом, Геоботаническая комиссия Докучаевского почвенного комитета принимала непосредственно участие в учреждении Русского ботанического общества, а ее основной состав, сохраняя преемственность, вошел в руководство Русского ботанического общества. В этих новых условиях самостоятельное существование Геоботанической комиссии потеряло смысл, и в декабре 1916 г. она прекратила свою деятельность.

Даже самый краткий обзор деятельности Ботанико-географической подкомиссии и Геоботанической комиссии дает основание заключить, что они имели очень большое значение в становлении и развитии русской геоботаники и ботанической географии и особенно в формировании Петербургской, а затем Ленинградской геоботанической школы.

С другой стороны, мы с определенностью можем сказать, что Ботанико-географическая подкомиссия Почвенной комиссии Вольного экономического общества и сменившая ее Геоботаническая комиссия Докучаевского почвенного комитета как общественные объединения явились подлинными предшественниками Русского, позже Всесоюзного ботанического общества. Роль этих двух организаций в объединении и направлении деятельности русских ботаников — географов, флористов и систематиков, профессионалов и любителей, велика и несомненна. Энтузиазм и желание служить развитию отечественной ботаники помогли организаторам этих комиссий и в первую очередь И. П. Бородину, В. Н. Сукачеву, Н. А. Бушу, Б. А. Федченко и другим в трудных условиях и без всякой материальной поддержки двинуть вперед дело объединения русских ботаников и тем самым приблизить желанный час возникновения Русского ботанического общества.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 VI 1965).

---

[1] Архив АН СССР, фонд 889, опись 1 за 1915 г.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 581.55 : 92

АЛЕКСАНДР ПЕТРОВИЧ ШЕННИКОВ И ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

(К 3-летию со дня смерти)

В истории отечественной геоботаники немного найдется имен, которые можно было бы поставить в один ряд с именем А. П. Шенникова по вкладу, внесенному им в развитие этой науки.

А. П. Шенниковым опубликовано свыше 150 научных работ, посвященных различным вопросам ботанической географии, экологии растений и фитоценологии. В краткой статье, конечно, нелегко раскрыть это наследство с желательной полнотой, особенно если учесть, что у А. П. не было публикаций по мелким или «спокойным» вопросам науки. Даже в небольших по объему и тематически казалось бы узких статьях Шенникова, вплоть до рецензий, мы неизменно встречаем свежие оригинальные мысли, программные и методические предложения, выводы, передко весьма широкого научного или научно-организационного значения.

Обычно научную деятельность и научные достижения А. П. связывают с луговедением. А. П. был, безусловно, большим знатоком лугов и луговой растительности. В течение многих лет он энергично, с применением полевых экспериментов и стационарных исследований, изучал природу лугов, закономерности формирования их состава, урожая, динамики в различных районах СССР и дал ряд образцовых анализов и характеристик пойменных и материковых лугов. Эти исследования А. П. увенчаны большой и важной сводкой о лугах СССР (1938 г.) и фундаментальным учебником «Луговедение» (1941 г.), крупные достоинства которых уже не раз отмечались в нашей литературе. Однако, как ни много сделал А. П. в развитии луговедения и луговодства, нам кажется все же, что его главные научные достижения лежат в другой области, а именно в области теоретической геоботаники, или точнее, как предпочитал говорить А. П., — в фитоценологии.

Участие А. П. в широкой разработке теоретических проблем геоботаники началось с 30-х годов в связи с развернувшимися тогда большими дискуссиями по этим вопросам между представителями разных направлений и школ. Особенно остро обсуждались вопросы о сущности фитоценоза и его свойствах, связях со средой, принципы классификации фитоценозов и геоботанического районирования, содержание геоботаники и ее место в ряду других наук. А. П. в этих дискуссиях принимал живейшее участие или в качестве докладчика, или острого принципиального оппонента.

Стоя на позициях ленинградской геоботанической школы, А. П. неуклонно отстаивал и развивал взгляд, что растительное сообщество-фитоценоз — не абстракция и не механическое собрание растений, а реальное и сложное биологическое явление, единство, специфику которого составляют взаимовлияния между совместно обитающими растительными организмами (ценобионтами) как конкурентами за место, пищу, воду, свет. Поэтому любая заросль растений, в которой имеются эти взаимовлияния, независимо от ее происхождения и устойчивости — фитоценоз, объект всестороннего геоботанического (фитоценологического) изучения. Наоборот, пока в собрании растений эти взаимовлияния отсутствуют — нет и фитоценоза, а имеются лишь экотопические группировки растений, испытывающие воздействие только абиотических факторов экотопа. Такие группировки, строго говоря, не являются объектом фитоценологии и А. П. не включаются в понятие «растительность». С фитоценологической точки зрения они интересны лишь «как показатели условий, ограничивающих появление фитоценозов, или как объекты, на которых удобно изучать появление и формирование фитоценозов» (1937 : 81).

В соответствии с таким пониманием сущности растительного сообщества естественно, что центральное место в геоботаническом изучении растительности А. П. отводит анализу взаимных, фитоценотических (или, как он иногда говорил, биологических) отношений между растениями. Они — ключ к правильному пониманию всех свойств и признаков растительного сообщества, ведущий фактор в генезисе, состоянии и эволюции растительности, регулятор всех связей и взаимозависимостей ценоза с окружающей средой. Эта тема обсуждается А. П. во многих работах, начиная с наиболее ранних, но с особой глубиной и четкостью она рассмотрена им в статьях: «Дарвинизм и фитосоциология» (1938 г.), «Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении» (1942 г.), «Географический и биологический метод в геоботанике» (1948 г.), а также в учебниках «Экология растений» (1960 г.) и «Введение в геоботанику». А. П. считал, что применяемые в геоботанике термины для обозначения взаимных отношений между растениями (борьба за существование, конкуренция, соревнование, жизненное состязание) не отличаются определенностью, неоднозначны, метафоричны, не покрывают полностью всего разнообразия сложных связей их и потому нередко создают путаницу в науке, поэтому он пришел к выводу, что, говоря о взаимоотношениях растений в ценозах, необходимо конкретно указывать, в чем



именно они состоят и почему они, будучи разными по содержанию, всегда приводят в конечном счете к выживанию, преобладанию в ценозе одних растений и угнетению, вымиранию других. Надо отдать должное настойчивости А. П., с которой он стремился в своих работах выяснить и раскрыть действительное существо этих отношений, их материальные основы и материальное содержание.

Особенно большое внимание А. П. уделял анализу косвенных влияний растений в фитоценозе, отличающихся наибольшим разнообразием и сложностью и вместе с тем имеющих особо важное организационное и регулирующее значение в жизни растительных сообществ. Эти отношения проявляются через изменение растениями ценозов среды их существования. Такие отношения покоятся на биологических различиях, составляющих ценоз растений (видов), особенно на тех свойствах и особенностях их роста, физиологии, размножения, долголетия, реакций на среду и других, которые или усиливают «вооруженность» растений в борьбе за место и средства существования (способствуя их процветанию и распространению) или, наоборот, ослабляют их перед лицом конкурентов (обусловливая ограничение их места и роли в природных сообществах). Выяснение и изучение таких свойств растений и видов в указанном фитоценотическом аспекте А. П. назвал биологическим методом геоботаники, в противоположность доминирующему в практике геоботанических работ географическому методу,

нацеленному «на выявление связей и соотношений между растительным покровом как элементом географической оболочки и другими элементами физико-географической среды» (1948 : 9). Последнее, конечно, и нужно, и полезно, и биологическим подходом к фитоценозу не отрицается. Но этого явно недостаточно для познания внутренних закономерностей жизни растительных сообществ и механизмов, ее регулирующих. Такое исследование требует детального учета не только фона жизни, но и всего разнообразия биотических отношений и порождаемых ими следствий, т. е. применения биологического метода геоботаники.

Истоки этого метода А. П. видел в эволюционной теории Дарвина и рассматривал его в познавательном и историческом отношениях как особый методологический этап в развитии геоботаники.

Пропагандируя биологический подход к изучению фитоценозов в научных и практических целях и широко используя его в своих работах, А. П. наметил также общие черты программы и порядка подобных исследований, что сыграло немаловажную роль в организации биологического изучения лесов, лугов, степей и иных форм растительного покрова в нашей стране. Важны в этом отношении указания А. П. по отбору (с целью изучения) определенных биологических свойств растений для оценки их фитоценотического значения и по выбору объектов исследования. Следуя Дарвину, А. П. считает необходимым прежде всего сосредоточивать внимание на сравнительном изучении биологии и экологии размножения и выживаемости потомства в растительных сообществах. Из объектов он рекомендует брать в первую очередь растения-эдификаторы, с возможной группировкой их в немногочисленные типы по морфологии, экологии и биологии развития, поскольку «растения близкие по типовым чертам морфологии вегетативных органов, роста и развития, экологии, во многом могут быть сходными и в фитоценотическом отношении» (1948 : 11—12).

Для решения перечисленных вопросов мало одних, хотя бы и длительных, наблюдений в природе или в посевах, нужна еще постановка широких специальных фитоценотических экспериментов. И здесь мы должны, конечно, отметить прежде всего ту инициативу и большую роль, которую А. П. сыграл у нас в развертывании экспериментального изучения природных и искусственных фитоценозов и их важнейших свойств. Еще в статье 1921 г. он указал на необходимость для доказательства основных положений фитоценологии — «планомерного экспериментального исследования реакций растений на различные степени сближения их друг с другом», а также реакций взаимодействия между различными видами в искусственно создаваемых ценозах. В этой же статье А. П. определил и круг вопросов фитоценологии, подлежащих экспериментальному изучению и порядок (последовательность) их исследования. Намечались тогда три группы факторов для изучения с помощью фитоценотических экспериментов — внешняя среда, свойства растений, влияние растений друг на друга, а порядок работы рекомендовался такой: сначала экспериментальное изучение биологических свойств растений, затем исследование влияний среды на растения в условиях отсутствия конкуренции и других влияний растений друг на друга, и далее, изучение влияний растений друг на друга в простых и сложных сообществах, при различной степени сближенности между особями и в различных, произвольно изменяемых условиях произрастания. Позже вопросы экспериментального изучения растительности, особенно с целью разработки теории фитоценоза с позиций дарвинизма, составляли постоянный и главный научный интерес А. П., и он неоднократно высказывался по этому поводу в своих докладах и публикациях. В статье «Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями» (1939) А. П. особенно подробно развил и обосновал программу и ход опытных работ по изучению влияний растений друг на друга в ценозах на фоне критического разбора уже выполненных экспериментальных исследований. Самую острую необходимость эксперимента А. П. видел в решении таких вопросов, как: «средообразующая роль растений при совместном обитании, способы и пути (механизм) их взаимовлияния», «свойства и особенности различных видов и экотипов, дающие перевес в конкуренции или вызывающие отставание или способствующие сообитанию», отбор и «образование новых наследственных форм в связи с теми или иными взаимоотношениями». Не каждый эксперимент, однако, пригоден для разрешения подобных задач. Множество агрономических и лесоводственных опытов, так или иначе затрагивающих вопросы взаимовлияний растений, по-существу ничего не дают для анализа явлений взаимодействия растений, поскольку они сопровождаются учетом только начального момента опыта и его конечного результата (урожая); но в таких опытах не изучается и не учитывается самый процесс и механизм взаимодействия между растениями на протяжении всего срока испытания. Одобрить с фитоценотической точки зрения можно, по А. П., лишь те опыты, которые направлены не на простую констатацию влияний одних растений на другие, а на «выяснение свойств (растений), обусловливающих влияние и отбор, механизм влияния, значение внешних условий борьбы, т. е. причин, способов и факторов борьбы за жизнь» (1939 : 770). При этом при любой форме и теме опытов важно «уделять больше внимания влиянию растений на среду обитания конкурентов и эколого-физиологическим реакциям растений на особенности среды, привносимые конкуренцией» (1939 : 777). Достигнуть всего этого, конечно, нелегко, как нелегко бывает правильно интерпретировать и результаты опытов в природе, но этого требуют интересы науки и народного хозяйства, и А. П. не устает пропагандировать экспериментальный метод в геоботанике как наиболее прогрессивный и доказательный. В его собственных исследованиях эксперимент всегда занимал существенное место, а в последний период творчества А. П. он вообще сделался основным методом его полевых работ (в Борке, Отрад-

ном) и принес, как увидим еще ниже, очень важные результаты для теории геоботаники.

Наряду с разработкой вопросов о взаимных отношениях растений в ценозах и в тесной связи с ними А. П. усиленно работал и над другой стороной проблемы фитоценоза — взаимодействием растительности с абиотической средой. Вопреки утверждениям некоторых критиков данный вопрос всегда находился в поле самого пристального внимания А. П. и трактовался им в том общем для советской геоботаники плане, что фитоценоз и его местообитание взаимообусловлены, что экологические условия в конечном счете определяют все черты и свойства растительных сообществ, хотя сами в тоже время глубоко преобразуются ими. А. П. был ревностным сторонником углубленного и фитоценотически направленного изучения факторов экотопа, т. е. такого, которое выясняло бы их значение для структуры, жизненных процессов, динамики и распределения фитоценозов. А. П. решительно возражал против вульгарной и метафизической трактовки зависимостей фитоценозов от среды их обитания как простых и прямолинейных, когда активным началом признается только внешняя среда и ее изменения, а растениям предоставляется лишь роль пассивного подчинения им. Следуя Дарвину, А. П. не удовлетворялся простой констатацией изменений растительности под влиянием изменений тех или иных факторов среды, а считал необходимым выяснять, как происходят эти изменения в зависимости от реакций растений, различных у разных видов, и от изменившихся влияний одних видов на другие. Он писал: «Для правильного суждения о степени зависимости растений и фитоценозов от внешней абиотической среды (климата, почвогрунта), необходимо учитывать их соотношение со средой биотической» (1964 : 266). Под биотической средой (термин А. П.) он понимал совокупность организмов ценоза с их биоценотическими свойствами и взаимоотношениями друг с другом.

Исключительный интерес в связи с разбираемым вопросом имеет работа А. П. о природных факторах распределения растений (1942). В этой работе на ряде интересных экспериментов он показал очевидное преимущество дарвиновского подхода к изучению зависимостей фитоценозов от среды их существования по сравнению с обычной в практике геоботанической работы констатацией прямой обусловленности фитоценозов физической средой. Здесь А. П. данными опытов доказывает, что физическая среда и биологическая специфичность вида определяют только возможность существования определенного вида в данной физической среде, реализуют же эту возможность в природных биоценозах или исключают ее отношения между видом и его биоценотической средой. Отсюда вытекает необходимость различать два типа ареалов вида: экологический и фитоценотический. Экологический ареал включает все комплексы физических условий, при которых растения данного вида могут произрастать, фитоценотический же охватывает только ту область и те экотопы, в которых данный вид действительно встречается как член сообщества. Опыты показали также, что следует различать абиогенную среду, в которой вид находит для себя оптимальные экологические режимы и может дать максимум урожая, А. П. называет ее экологическим оптимумом, и среду, в которой вид находит наилучшие фитоценотические условия, т. е. оказывается наиболее многочисленным и наиболее сильно изменяет среду сообщества, хотя растения здесь часто развиваются не лучшим образом — это фитоценотический оптимум. Экологические ареалы и оптимумы растений выясняются экспериментальным путем, фитоценотические — непосредственными наблюдениями в природе. Как и упомянутые ареалы, эти оптимумы растений часто не совпадают и чаще всего биоценотические ареалы растений оказываются более узкими, чем экологические.

Введение и обоснование указанных понятий представляет очень большое достижение А. П. и имеет большое значение не только для теории фитоценоза и правильного понимания природных закономерностей растительного покрова, но и для практики растениеводства; это мастерски показано самим А. П. в заключительной части рассмотренной статьи применительно к травосеянию, селекции, интродукции новых растений и выбору участков под культуры. Сам А. П. значение выдвинутых им положений видел в том, что они: «1) освобождают нас от механистического взгляда на организм как на пассивную обреченную жертву физических сил, 2) вооружают нас в борьбе за улучшение физической среды и растительных ресурсов, указывая средства и методы воздействия на них, которыми еще недостаточно пользуются в практике: самими растениями» (1942 : 361). И это, конечно, совершенно верно. К большому сожалению, отмеченные глубоко оригинальные идеи А. П. не получили пока что широкого признания и почти не разрабатываются у нас дальше, тогда как за границей мы встречаем серьезное их развитие в некоторых работах Элленберга (Ellenberg) и Кнаппа (Knapp).

Наряду с экспериментальными исследованиями, А. П. многое сделал и для развертывания у нас стационарных геоботанических работ, сыгравших очень большую роль в развитии взглядов на динамику, сложение, экологию и другие свойства растительных сообществ. Напомним, что А. П. в течение многих лет был руководителем и душой стационарной комиссии Ботанического общества. На собраниях этой комиссии живо и порой остро обсуждались программные, организационные и методические вопросы стационарных геоботанических исследований в разных типах растительного покрова и в связи с решением различных практических задач. Используя собственный богатый опыт и накопленные впечатления о стационарных работах других исследователей, А. П. опубликовал важные статьи о содержании, задачах, программе и методах стационарного изучения растительности в заповедниках и разного рода станциях (1925, 1937, 1948, 1954 гг.). В этих статьях содержится масса разнообразных

рекомендаций, советов, пожеланий, сохраняющих полностью свое значение и в настоящее время. Особенно важны труды А. П., посвященные фенологическим наблюдениям в растительных сообществах, ставшие в настоящее время обязательным звеном любой хорошо организованной стационарной геоботанической работы (1928, 1948 гг.). Как известно, А. П. разработал удачный графический метод систематизации громоздких фенологических материалов, получивший название метода фенологических спектров. Однако главная его заслуга здесь конечно не в техническом решении вопроса, а в том, что он сумел в фенологических наблюдениях увидеть возможность получать ценные сведения о таких сторонах природных закономерностей растительного сообщества (в связи с динамикой погодных условий и разнообразием микроклиматических и почвенно-грунтовых факторов экотопа), которые другими методами исследования не могут быть обнаружены. По мнению А. П., фенологические наблюдения — основной путь к изучению биологии и экологии растений и растительных сообществ, метод выявления их жизненного ритма, сезонных и погодных изменений, механизма и темпов смен растительности.

Крупным вкладом в теорию геоботаники являются работы А. П. по классификации растительности и геоботаническому районированию. Эти проблемы очень остро встали у нас в науке в 1930—1940 гг. в связи с необычайно широким разворотом в эти годы геоботанических исследований во всех природных зонах страны в целях развития сельского и лесного хозяйства, освоения новых земель, инвентаризации лугов и пастбищ и др. В ходе этих исследований быстро накапливались обширные фактические материалы о растительных сообществах, закономерностях их структуры, производительности, распределения, истории, которые, естественно, нуждались в обобщениях и систематизации. Проблема же классификации фитоценозов была наименее разработанной частью фитоценологии. В подходах к ее решению наблюдался большой разнобой. Широкое распространение имели различные искусственные построения. На этом фоне большую роль сыграла разработка А. П. принципов классификации растительности, основанных на признаках самой растительности, т. е. на сравнении фитоценозов по их флористическому составу, жизненным формам, структуре, фитоценотической среде, происхождению, динамике. Основанная на этих принципах стройная, фитоценотически выдержанная и прекрасно аргументированная система луговой растительности имела в высшей степени прогрессивное значение для отечественной геоботаники и знаменовала методологически новый этап в решении этих вопросов. Эта работа была опубликована в 1935 г. Предложенная А. П. классификация содержала богатую информацию об экологии луговых сообществ, географо-топографических связях их, ценобиотических отношениях, динамике, происхождении, и, несмотря на критику со стороны приверженцев фитотопологических классификаций (увидевших в подходе А. П. отрыв от среды, формализм и прочее), завоевала широкую популярность. Применительно к лугам она и сейчас считается лучшей разработкой. Впоследствии А. П. не раз еще обращался к вопросам построения классификаций растительности. В работах 1958 и 1962 гг. он выясняет преимущества и недостатки различных подходов к разрешению этой проблемы с научной и практической точек зрения; он приходит к выводу, что советская геоботаника остро нуждается в скорейшем создании единой классификационной системы растительности, объединяющей различные принципы классификаций, разрабатываемых в настоящее время у нас и за рубежом. Такая система, по А. П., должна быть, во-первых, фитоценотической, т. е. основанной на различиях и сходствах самих фитоценозов, и, во-вторых, экологической, т. е. единицы растительности должны отражать экологические условия их существования, быть индикаторами среды. Такой подход, по мнению А. П., не исключает использования в этой классификации признаков топологии, географии, истории и генезиса растительности, поскольку эколого-фитоценотическая классификация достаточно гибка и легко допускает включение в нее подразделений растительности по географическим, генетическим и даже биогеоценологическим признакам. Заслуга А. П. состоит, однако, не только в том, что он тщательно исследовал принципы решения классификационной проблемы в геоботанике, но показал и конкретные пути ее разрешения, определил набор и иерархию таксономических единиц, их критерий, содержание и ведущие признаки. Сейчас трудно, конечно, определить, во что в конечном счете выльется такая единая классификация растительности; однако едва ли можно сомневаться в том, что при ее разработке идеи и предложения А. П. по вопросам классификации растительности будут приняты во внимание и найдут свое достойное отражение, способствуя успеху этого важного дела.

Очень энергично А. П. участвовал также в разработке вопросов геоботанического районирования, которое он рассматривал как часть геоботанической или фитоценологической географии (термин А. П.), исследующей закономерности пространственного распределения растительных сообществ и их картирование. Геоботаническое районирование А. П. определял как «процесс применения фитоценологии к географии» и категорически отстаивал взгляд, что подразделение и объединение территорий может быть названо геоботаническим районированием только в тех случаях, когда оно производится на основе сравнительного изучения растительности и по ее признакам. Прикладную задачу геоботанического районирования А. П. видел в разделении территории по экологическим различиям, оцениваемым с помощью природы растительных группировок.

В тезисах доклада и выступлении на дискуссии, посвященной проблеме геоботанического районирования в 1935 г. (опубликовано в 1940 г.), А. П. не ограничился изложением одних лишь вышеотмеченных принципов этой работы, а предложил хорошо аргументированную систему территориальных единиц различного таксономического значения (область, зона, подзона и их провинциальные разделения, округ, подокруг и их варианты, макрокомплексы, микрокомплексы, участки), определил их объем, содержание, признаки, привел примеры некоторых подразделений зонального и провинциального характера. Он отметил зависимость геоботанического районирования от разработки таксономии растительности и сделал в общем удачную попытку охарактеризовать различные по рангу территориальные подразделения СССР различными «таксонами» их плакорной коренной растительности. Приведенные теоретические установки А. П. были использованы им при районировании таежного северо-востока европейской части СССР (1940 г.), а позже нашли признание и были использованы в Отделе геоботаники Ботанического института АН СССР (в Ленинграде) при осуществлении геоботанического районирования на всей территории СССР.

С «фитоценологической географией» и проблемой классификации растительности связано также выступление А. П. о монографическом изучении растительных ассоциаций и других геоботанических таксонов на всем протяжении их ареала (1935 г.). Небольшая по объему публикация А. П. по этому вопросу заслуживает, однако, самого глубокого внимания. В ней автор обосновывает особый метод изучения единиц растительного покрова, аналогичный монографическому анализу видов, родов и семейств в систематике и географии растений. Применение этого метода, с одной стороны, позволит определить границы распространения изучаемых единиц (а стало быть и природные границы приложения к данной единице практических выводов, вытекающих из ее геоботанического изучения); с другой стороны, данный метод обеспечит познание целого ряда географических закономерностей геоботанического таксона, изменчивости его признаков, вплоть до выявления географически замещающих подразделений. Иначе говоря, предлагаемый метод монографического изучения таксономических единиц растительности — важное дополнение к стационарным и экспериментальным методам исследования, дающий возможность получить ряд дополнительных сведений о природе тех или иных единиц растительного покрова. Следует отметить, что А. П. не только показал научную и практическую пользу такого типа геоботанических работ, но разработал также их программу и поставил вопрос об организации специальных хранилищ полевых геоботанических документов, подобных существующим хранилищам гербарных материалов. Программные рекомендации и методические советы А. П. имеют очень существенное значение в организации и осуществлении подобных исследований, интерес к которым, хотя и медленно, начинает постепенно нарастать.

В плане классификационной проблемы геоботаники находится еще одна, выше не рассмотренная теоретическая работа А. П. — «О конвергенции среди растительных сообществ». Опубликованная в 1929 г. эта работа подводила итоги наблюдениям А. П., начатым еще в 1915 г. на лугах б. Вологодской губернии, над случаями большого внешнего сходства растительных сообществ «при отсутствии родства» между ними. Явление это было названо А. П. конвергенцией растительных сообществ и расшифровывалось как глубокое временное (кажущееся) сходство различных сообществ по видовому составу, количественному соотношению видов, жизненности растений, структуре сообществ, условиям местообитания и другим статическим признакам на одном из этапов их развития. Это сходство вынуждает исследователя относить данные сообщества к одной ассоциации, хотя на других этапах развития оно может резко нарушаться. Конвергенция растительных сообществ — явление очень широко распространенное в природе во всех типах растительного покрова. Причины ее кроются, «с одной стороны, в биологической равноценности местообитаний на некоторых этапах их развития, с другой стороны, в их различиях, часто мало заметных, но дающих резко различный эффект при сменах» (1964 : 389). Распознать конвергенцию сообществ не просто, поскольку дифференцирующие их признаки мало заметны, затушеваны броскими чертами сходства, и часто кажутся различиями, не выходящими за пределы модификационной изменчивости одной и той же ассоциации. В силу этого ошибочных объединений конкретных фитоценозов в одну ассоциацию в практике геоботанической работы, видимо, немало, и вполне возможно, что «большинство ассоциаций, до сих пор описанных — коллективные ассоциации» (1929 : 119).

Вскрытие и изучение явлений конвергенции среди растительных сообществ затронуло и вынудило пересмотреть целый ряд теоретических и методических вопросов фитоценологии, в частности приемы и критерии установления ассоциаций, классификации сообществ, их динамики и смен. Рассматривая последние, А. П. пришел к выводу, что «в эволюции растительных сообществ нет цикличности, что смена одного растительного сообщества другим — процесс не обратимый, или лишь относительно обратимый» (1929 : 116). Неуместно также представление и о «лучистых» типах развития, за исключением случаев развития разных ассоциаций из одной исходной под влиянием различных воздействий. Невозможность восстановления прошлого сочетается в растительном сообществе с невозможностью полного освобождения от его следов, что может служить важной опорой для правильной оценки таксономического значения сообществ, имеющих конвергентное сходство.

Из вопросов динамики растительных сообществ наибольшее развитие в работах А. П. получила тема сезонных и разногодичных изменений фитоценозов. Разработка ее началась им с наблюдений на луговых стационарах северных рек и Волги, но затем была расширена наблюдениями в других местах и над другими объектами, включила материалы других исследователей и в конечном счете приобрела крупное значение в общей теории фитоценологии. Лучшее обобщение ее дано А. П. в его посмертно

изданной книге «Введение в геоботанику» (1964 г.). Сезонная изменяемость фитоценозов рассматривается А. П. как результат приспособления слагающих сообщество видов растений к годичному ходу метеорологических условий. Она воспринимается как ежегодно повторяющаяся в определенной последовательности смена состояний растительного сообщества, затрагивающая многие признаки и свойства его, вплоть до строения, флористического состава и внешнего вида. Важнейшим методом изучения этой ритмики являются фенологические наблюдения и их анализ в связи с ходом метеорологических факторов и изменениями почвенных условий. А. П. дал прекрасные иллюстрации сезонной изменчивости сообществ применительно к луговой растительности.

Разногодичная изменчивость фитоценозов обусловливается различиями погодных условий разных лет и является реакцией, ответом сообществ на разнообразные уклонения метеорологических условий от среднегодовых норм. В отличие от сезонной изменчивости сообществ разногодичная изменчивость их не имеет правильной периодичности, но и не направлена в какую-либо одну сторону; поэтому она и не означает смены сообществ, даже в тех случаях, когда наблюдаются весьма сильные сдвиги во многих существенных признаках фитоценозов. Через год-два такие фитоценозы возвратятся к своему нормальному среднему состоянию, отвечающему норме погоды данного места. Степень разногодичной изменчивости сообществ зависит от амплитуды колебаний ведущих метеорологических факторов или других, связанных с ними условий экотопов, а также от форм растительного покрова (лес, луг, болото) и широты экологической амплитуды слагающих их видов. Более устойчивы леса, сложные ценозы, а также сообщества на экотопах, равномерно увлажняемых грунтовыми водами. В связи с этим А. П. выдвигает ряд соображений по дифференциальной регуляции разногодичной изменчивости ценозов с целью обеспечения необходимого урожая сена, травы, зерна и пр. Разработки А. П. по сезонной и разногодичной изменчивости растительности особенное значение имеют в луговедении благодаря большей динамичности луговой растительности, но очень важны также и для лесоводства, поскольку указанные формы динамики фитоценозов часто связаны с сильным колебанием прироста древесины, повреждениями деревьев морозами, снегом и др.

Таковы кратко главнейшие итоги теоретических разработок А. П. в области учения о растительных сообществах, которые в сильнейшей степени способствовали росту и достижениям отечественной геоботаники и завоевали А. П. почетное место среди лидеров этой науки.

СПИСОК РАБОТ А. П. ШЕННИКОВА, УПОМИНАЕМЫХ И ЦИТИРУЕМЫХ В СТАТЬЕ

1921

Фитосоциология и опытные питомники. Журн. Петрогр. агроном. инст., 3—4.

1928

Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Вологодск. с.-х. опытн. станц., 2, Вологда.

1929

О конвергенции среди растительных ассоциаций. В кн.: Очерки по фитосоциологии и фитогеографии, М.

1934

Что такое геоботаника? Бот. журн., СССР, 19, 4.

Выступление на дискуссии: Что такое фитоценоз? Сов. бот., 5.

1935

Задачи стационарной комиссии Ботанического общества в деле организации стационарных геоботанических исследований. Бот. журн. СССР, 20, 3.

О монографическом изучении таксономических единиц растительности. Бот. журн. СССР, 20, 4.

Принципы ботанической классификации лугов. Сов. бот., 5.

1937

Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. бот., 5.

1938

Дарвинизм и фитосоциология. Сов. бот., 3.

1939

Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. В кн.: Президенту Акад. наук СССР акад. В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения, Л.

1940

К ботанической географии лесного северо-востока европейской части СССР. Тр. БИНа, сер. III, 4.

Принципы геоботанического районирования (докл. и тез докл.). Тр. БИНа, сер. III, 4.

1942

Природные факторы распределения растений в экспериментальном освещении. Журн. общ. биолог., III, 5—6.

1946

Задачи биологического изучения растений. Тр. юбил. научн. сесс. ЛГУ, секц биолог. наук.

1948

К постановке фитофенологических наблюдений в заповедниках. Научно-метод. зап. Управл. по заповедн., 12, М.

Географический и биологический методы в геоботанике. Бот. журн., 33, 1.

Успехи советской геоботаники. Вестн. ЛГУ, 9.

1952

О некоторых способах критики теории развития растительности. Бот. журн., 37, 4.

1954

Основные установки при организации стационарных геоботанических исследований. Докл. на совещ. по стационарн. геобот. исслед. М.—Л.

1956

Фитоценология на VIII Международном ботаническом конгрессе. Бот. журн., 1.

1958

О некоторых спорных вопросах классификации растительности. Бот. журн., 43, 8.

1962

К созданию единой естественной классификации растительности. Пробл. бот., VI.

1964

Введение в геоботанику. Изд. ЛГУ.

Н. В. Дылис.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Лаборатория биогеоценологии,
Москва.

(Получено 14 III 1965).

ВО ВСЕСОЮЗНОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 581.526.2 : 581.9 : 93/39 : 006.3

В КОМИССИИ ВБО ПО ИСТОРИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР

Обсуждение перспектив разработки в СССР основных проблем истории флоры и растительности аридных и субаридных районов

10 февраля 1964 г. состоялось расширенное заседание Комиссии по истории флоры и растительности, посвященное разработке в нашей стране проблем истории флоры и растительности аридных и субаридных районов.

С докладом «Основные вопросы изучения географии и истории флоры и растительности аридных районов СССР и сопредельных стран» выступил чл.-корр. АН СССР **Е. М. Лавренко** (текст доклада публикуется в этом номере Ботанического журнала). Затем состоялся оживленный обмен мнениями по различным вопросам, затронутым в докладе.

И. Ф. Мусаев (ЛГУ) рассказал о ведущихся в лаборатории хорологии ЛГУ, работах по картированию ареалов растений аридных районов и о возникающих в связи с этим трудностях (главная из них, по мнению докладчика, — трудность отыскания на картах пунктов сбора растений). Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) должен взять на себя координацию проводимых в разных научных центрах страны работ по составлению карт ареалов.

С. Ю. Липшиц (БИН) предложил поставить вопрос перед координационным совещанием о том, чтобы коллективам, завершившим выпуск региональных «Флор», было рекомендовано заняться подготовкой и изданием карт ареалов эндемичных, реликтовых и важнейших доминантных растений изученных флор. В тех случаях, когда местонахождения растений охарактеризованы недостаточно точно, при составлении карт ареалов соответствующие точки следует игнорировать. Следует перейти к созданию коллективных монографий по наиболее трудным систематическим группам, если изучение этих групп представляет особый интерес для реконструкции истории флоры.

В. И. Грубов (БИН) отметил, что программа, намеченная докладчиком, рассчитана не на одно поколение. Первоочередными задачами он считает: 1) картирование ареалов эндемичных и реликтовых растений, а также важнейших эдификаторов и доминант; 2) анализ флоры СССР и отдельных республик, по которым завершен выпуск соответствующих монографий. Эти работы могут быть осуществлены только коллективно, и координировать их должна Комиссия по истории флоры и растительности. Комиссии необходимо создать инициативную группу, которая разработала бы программу работ на ближайшие годы. Основные трудности ареалографии, требующие коллективной организации работы: 1) необходимость точной идентификации гербарных образцов, что в ряде случаев невозможно без привлечения монографов; 2) обязательность предварительного нанесения на карту маршрутов коллекторов и дат пребывания их в основных пунктах маршрута; 3) необходимость нанесения ареалов на единую основу, чтобы карты ареалов были сопоставимы. В БИН'е и других научно-исследовательских институтах, а также в вузах можно было бы использовать аспирантов для ареалографирования и монографической обработки таксономических групп, представляющих особый интерес для ботанической географии.

Ценной является мысль предложить научным коллективам, завершившим издание той или иной «Флоры», составить карты ареалов важнейших видов этой флоры при условии кооперирования между этими коллективами и выработки единой программы.

С. Я. Соколов (БИН) подчеркнул важность обсуждаемых вопросов и для районов Советского Союза. Он предложил создать специальный коллектив при БИН'е для картирования ареалов растений; наряду с этим необходимо привлекать к данной работе ботаников и из других районов СССР. Отсутствие координации, по-видимому, уже сейчас порождает дублирование исследований даже в рамках одного института. С другой стороны, по мере накопления новых материалов составленные ранее карты ареалов устаревают. Работа по ареалографированию чрезвычайно затрудняется запутанностью систематики ряда групп, проработанных еще очень слабо, а также тем, что в большинстве гербариев значительная часть хранящегося материала неверно определена. БИН'у необходимо возобновить издание серии «Ареал» силами отделов систематики и геоботаники. Составление точечных и контурных карт желательно, но и на основании данных региональных «Флор» можно выявить некоторые общие ботанико-географические закономерности в распространении видов.

И. Х. Блюменталь (ЛГУ) говорил о желательности выделять на картах ареалов видов-эдификаторов участки ареала, в которых данный вид играет неодинаковую роль в растительном покрове. Однако сделать это можно только на основе обобщения большого числа геоботанических описаний из разных частей ареала вида. А для этого дневники и бланки с геоботаническими описаниями должны храниться централизованно и быть доступными любому исследователю.

Б. А. Юрцев (БИН) считает, что пора переходить к изданию карт ареалов на бланках с горизонталями (особенно ареалов горных растений). Целесообразно карты широко распространенных видов составлять коллективно, с обязательным охватом материалов основных периферийных гербариев; для этого в коллективе авторов желательно иметь представителей из числа сотрудников таких гербариев (по возможности опытных флористов); однако для критических групп необходимо визирование всего материала монографом группы. Крайне желательно использовать при монографических обработках кариосистематические данные; но, к сожалению, очень многие систематические группы, важные для реконструкции истории флоры, еще не охвачены монографическими обработками, выполненными хотя бы методами «классической» систематики.

Важной задачей является детальное комплексное изучение основных ботанико-географических рубежей (заложение и изучение географического ряда «конкретных флор», пересекающего данный рубеж; эколого-биологические, биоценотические, генетико-популяционные исследования в природе состояния видов, ареалы которых ограничены данным рубежом, с целью определить конкретные причины, мешающие их расселению). Другой интересной задачей является расшифровка исторических условий возникновения облигатных биоценотических связей (в случаях наличия тонкой взаимной специализации двух компонентов) путем сопоставления данных по систематической дифференциации обеих взаимосвязанных групп; это требует совместной работы систематиков — ботаника и зоолога. Развивая одно из положений доклада Е. М. Лавренко, Юрцев предложил провести через несколько лет симпозиум на тему «Ботанические границы Центральной Азии, история ее флоры и растительности», так как эта тема представляет целый клубок интересных и остродискуссионных проблем. Надо также принять во внимание, что в настоящее время над обработкой флоры Центральной Азии трудится большой коллектив систематиков БИН'а.

Председательствовавший на собрании **А. И. Толмачев** (ЛГУ) в своем выступлении подчеркнул значение программы-максимум, намеченной Лавренко, так как она освещает перспективы развития исследований в данной области и помогает ботаникам, работающим над более частными вопросами, определить свое место в разрешении общих задач. Поскольку цитологи, занимающиеся подсчетом числа хромосом, «расплываются» в обилии объектов, ботанико-географы должны выступить консультантами — «направителями», помочь очертить программу кариосистематических работ, направить последние на объекты, наиболее важные с точки зрения познания истории флоры. Подобная же консультация со стороны ботанико-географов нужна и при выборе объектов для монографических обработок силами систематиков. Необходимо стремиться к тому, чтобы карты ареалов составлялись непосредственно авторами систематических обработок или с их участием. Данные по распространению растений, содержащиеся в региональных «Флорах», могут быть использованы для статистических подборок, но не для ареалографии; применение их для ареалографии неизбежно приведет к серьезным искажениям. Если данных о зарубежной части ареала вида недостаточно, следует ограничиться показом ее схематической границы. При коллективном составлении карт ареалов допустима предварительная каталогизация материала периферийных гербариев местными работниками, но в дальнейшем необходимо визирование всего материала одним лицом, искушенным в систематике данной группы; у каждой карты должен быть один «хозяин». Важной задачей является генеральная каталогизация точек, желательно с нанесением их на крупномасштабные бланки. Необходимо сохранять черновые рабочие карты ареалов и всю документацию к ним.

В настоящее время целым рядом авторов уже составлено значительное количество карт ареалов растений аридных районов, вполне достаточное для издания специального сборника типа первого выпуска серии «Ареал», хотя форму издания, возможно, придется несколько изменить. Сейчас необходимо выбрать небольшую группу ботаников, которые бы рассмотрели уже накопленные материалы и организовали подготовку их к печати.

В своем заключительном слове Лавренко констатировал, что наиболее живой отклик у присутствовавших вызвал вопрос о составлении карт ареалов; многими предложениями стоит воспользоваться. В особенности нужно приветствовать коллективные формы работы над ареалами. Важной задачей также является создание подходящей картографической основы (удобная проекция, не перегруженность деталями, особенно на бланках, предназначенных непосредственно для печати). С использованием цитологических и эмбриологических данных при систематических обработках пока дело обстоит плачевно; цитологи зачастую неохотно идут на удовлетворение запросов систематиков. В заключение докладчик снова подчеркнул значение для ботанической

географии исследования процесса видообразования на широких пространствах (с применением методов цитогенетики и популяционной статистики).

Перед закрытием собрания А. И. Толмачев предложил избрать инициативную группу для конкретизации высказанных в ходе обсуждения предложений по программе и для подготовки к печати сборника карт ареалов растений аридных и субаридных районов. В состав этой группы были включены Е. М. Лавренко, В. И. Грубов, Е. Г. Бобров, С. С. Иконников и А. А. Юнатов.

Таким образом, проведенное обсуждение вскрыло ряд затруднений и недостатков в организации ботанико-географических исследований. Были намечены конкретные меры по их преодолению и общей координации исследований подобного рода в СССР. К сожалению, в обсуждении не приняли участие палеоботаники, и первоочередные задачи в области палеоботанического изучения происхождения и эволюции степных и пустынных ландшафтов и их растительных комплексов остались неосвещенными. Можно надеяться, что палеоботаники примут участие в дальнейшей работе Комиссии по истории флоры и растительности.

Б. А. Юрцев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 6 IV 1965).

SEPTEMBER 1965

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Подписано к печати 16/IX 1965 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 5. Печ. л. 10=13.70 усл. печ. л. +4 вкл. Уч.-изд. л. 17,48. Тип. зак. 396. М-29868. Тираж 2825

1-я тип. Издательства «Наука», Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.